

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE PRESENTE A  
UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAITRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
DIANE GELINAS

ECOLOGIE DE LA PREDATION DES LARVES DE DYTISCUS  
VERTICALIS (COLEOPTERA, DYTISCIDAE) SUR UN  
PEUPLEMENT DE TETARDS D'ANOURES EN MARE TEMPORAIRE

MAI 1986

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## TABLE DES MATIERES

	PAGE
LISTE DES TABLEAUX . . . . .	V
LISTE DES FIGURES. . . . .	VIII
RESUME . . . . .	X
REMERCIEMENTS. . . . .	XIV
CHAPITRE 1: INTRODUCTION. . . . .	1
CHAPITRE 2: CYCLE DE VIE. . . . .	6
PREMIERE PARTIE: <u>LABORATOIRE</u>	
CHAPITRE 3: MATERIEL ET METHODES. . . . .	11
3.1 Provenance et préparation des spécimens. . . . .	11
3.2 Prédation sélective selon la taille des têtards. . . . .	12
3.2.1 Effet de la température, de la lumière et du stade de développement du dytique. . . . .	13
3.2.2 Effet de la densité de têtards. . . . .	14
3.3 Prédation sélective selon l'espèce de têtards. . . . .	16
3.4 Taux de capture. . . . .	16

CHAPITRE 4: RESULTATS . . . . .	18
4.1 Prédation sélective selon la taille des têtards. . . . .	18
4.1.1 <u>Dytiscus verticalis</u> de stade II . . . . .	18
4.1.2 <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III. . . . .	21
4.1.3 Densité de têtards. . . . .	24
4.2 Prédation sélective sur certaines espèces de têtards . . . . .	26
4.2.1 <u>Dytiscus verticalis</u> de stade I. . . . .	26
4.2.2 <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III. . . . .	28
4.3 Taux de capture. . . . .	30
4.3.1 Température . . . . .	31
4.3.2 Lumière . . . . .	34
4.3.3 Stade de développement du dytique . . . . .	37
4.3.4 Densité initiale de têtards . . . . .	40
 CHAPITRE 5: DISCUSSION. . . . .	 46
5.1 Rapport de poids entre proies et prédateurs. . . . .	46
5.2 Mécanisme d'antiprédation. . . . .	50
5.3 Interprétations éco-physiologiques du succès de chasse . . . . .	53
5.4 Interprétations éco-éthologiques . . . . .	57
 DEUXIEME PARTIE: <u>MILIEU SEMI-NATUREL</u>	
 CHAPITRE 6: MATERIEL ET METHODES. . . . .	 61
6.1 Milieu naturel . . . . .	61
6.2 Expérience de prédation. . . . .	62

6.3 Phytoplancton . . . . .	65
CHAPITRE 7: RESULTATS . . . . .	69
7.1 Prédation sélective selon l'espèce de têtards . . . . .	69
7.2 Comportement et distribution spatio-temporelle . . . . .	72
7.2.1 <u>Rana sylvatica</u> . . . . .	73
7.2.1.1 Bassins expérimentaux. . . . .	73
7.2.1.2 Bassin témoin avec <u>B. americanus</u> . . . . .	77
7.2.1.3 Bassin témoin sans <u>B. americanus</u> . . . . .	78
7.2.2 <u>Hyla crucifer</u> . . . . .	80
7.2.3 <u>Bufo americanus</u> . . . . .	80
7.2.3.1 Bassins expérimentaux. . . . .	80
7.2.3.2 Bassin témoin. . . . .	84
7.2.4 <u>Dytiscus verticalis</u> . . . . .	85
7.3 Température et volume d'eau . . . . .	85
7.4 Phytoplancton . . . . .	90
7.5 Prédation sélective selon la taille des têtards pour une même espèce . . . . .	96
7.5.1 <u>Rana sylvatica</u> . . . . .	97
7.5.2 <u>Bufo americanus</u> . . . . .	104
CHAPITRE 8: DISCUSSION . . . . .	110
8.1 Facteurs de distribution spatio-temporelle des têtards. . . . .	110
8.1.1 Facteurs abiotiques. . . . .	110
8.1.2 Facteurs biotiques . . . . .	112
8.1.2.1 Compétition intraspécifique. . . . .	112

8.1.2.2 Compétition interspécifique. . . . .	112
8.1.2.3 Prédation. . . . .	113
8.2 Facteurs affectant la position et la mobilité du dytique. . . .	114
8.3 Prédation différentielle sur l'espèce et taux de capture. . . .	115
8.4 Facteurs affectant la taille des têtards. . . . .	118
8.4.1 Compétition. . . . .	118
8.4.2 Prédation sélective. . . . .	122
8.4.2.1 Action directe du dytique. . . . .	122
8.4.2.2 Action indirecte du dytique. . . . .	123
CHAPITRE 9: DISCUSSION GENERALE. . . . .	125
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES . . . . .	131
ANNEXE A	

## LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	PAGE
1. Tableau de contingence de 3 par 3 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade II de <u>Dytiscus verticalis</u> sur des têtards de <u>Rana sylvatica</u> regroupés en trois classes de tailles . . . . .	19
2. Tableau de contingence de 2 par 3 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade III de <u>Dytiscus verticalis</u> sur des têtards de <u>Rana sylvatica</u> regroupés en deux classes de tailles . . . . .	23
3. Tableau de contingence de 2 par 5 exprimant les résultats de prédation des larves de stade III de <u>Dytiscus verticalis</u> en présence de différentes densités initiales de têtards de <u>Rana sylvatica</u> regroupés en deux classes de tailles . . . . .	25
4. Tableau de contingence de 3 par 3 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade I de <u>Dytiscus verticalis</u> sur trois espèces de têtards . . . . .	27
5. Tableau de contingence de 3 par 2 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade III de <u>Dytiscus verticalis</u> sur trois espèces de têtards . . . . .	29
6. Rapport de poids entre proies et prédateurs (g/g) au cours des expériences de prédation sélective selon la taille des têtards . . . .	48
7. Rapport de poids entre proies et prédateurs (g/g) au cours des expériences de prédation sélective selon l'espèce de têtards . . . . .	52
8. Equations géométriques utilisées pour déterminer le volume des différentes cellules phytoplanctoniques observées (Contant 1977) . . .	68
9. Prédation sélective des larves de stade III de <u>Dytiscus verticalis</u> en milieu semi-naturel. . . . .	70
10. Pourcentages d'occupation de chaque section du bassin par les têtards de <u>Rana sylvatica</u> à différents moments au cours de la journée. . . . .	74
11. Matrice de comparaison à partir du chi-carré de la répartition des têtards dans les bassins expérimentaux et témoins et ce, à différents moments de la journée . . . . .	79

12. Pourcentages d'occupation de chaque section du bassin par les têtards de <u>Bufo americanus</u> à différents moments au cours de la journée. . . . .	81
13. Pourcentages d'occupation de chaque section du bassin par les larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III à différents moments au cours de la journée . . . . .	86
14. Matrice de comparaison à partir du chi-carré de la répartition des larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III à différents moments au cours de la journée . . . . .	86
15. Températures de l'eau et de l'air (entre parenthèses) enregistrées à chaque relevé . . . . .	89
16. Volumes moyens des différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins . . . . .	92
17. Poids et stades de développement moyens des têtards de <u>R. sylvatica</u> et de <u>B. americanus</u> . . . . .	98
18. Concentrations critique et optimale de phytoplancton en rapport avec l'efficacité d'ingestion de trois espèces d'Anoures (Seale et Beckvar 1980) . . . . .	121

#### ANNEXE A

- A-1. Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade II de Dytiscus verticalis soumises à une température constante de 12°C ou de 22°C (en présence de lumière)
- A-2. Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade II de Dytiscus verticalis à l'obscurité (T° =12°C)
- A-3. Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade III de Dytiscus verticalis (en présence de lumière; T°= 12°C)
- A-4. Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade III de Dytiscus verticalis en présence de différentes densités initiales de têtards de Rana sylvatica (T° moy.=20°C; photopériode=16/8)
- A-5. Densités moyennes calculées pour les différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins expérimentaux



- A-6. Biovolumes moyens calculés pour les différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins expérimentaux
- A-7. Distribution des nombres de têtards de Rana sylvatica par classe de tailles dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux
- A-8. Distribution des nombres de têtards de Rana sylvatica par stade de développement dans l'étang et dans les bassins expérimentaux
- A-9. Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus par classe de tailles dans l'étang, dans le bassin témoin et dans les bassins expérimentaux
- A-10. Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus par stade de développement dans l'étang, dans le bassin témoin et dans les bassins expérimentaux

## LISTE DES FIGURES

### FIGURES

PAGE

1. Effet de la température sur le taux de capture de têtards par les larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade II (en présence de lumière). . . . .	32
2. Effet de la lumière sur le taux de capture de têtards par les larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade II (à 12 °C) . . . . .	35
3. Taux de capture de têtards par les larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade II et de stade III (en présence de lumière; T° = 12°C) . . . . .	38
4. Réponse fonctionnelle des larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III face à différentes densités initiales de têtards de <u>R. sylvatica</u> après des périodes de 19 et 42 heures (T° moy. = 20°C; photopériode = 16/8) . . . . .	41
5. Réponse fonctionnelle des larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III face à différentes densités initiales de têtards de <u>R. sylvatica</u> . . . . .	44
6. Schéma des enclos utilisés au cours de l'expérience. . . . .	63
7. Répartition des têtards de <u>Rana sylvatica</u> dans les bassins expérimentaux à différents moments au cours de la journée. . . . .	75
8. Répartition des têtards de <u>Bufo americanus</u> dans les bassins expérimentaux à différents moments au cours de la journée. . . . .	82
9. Répartition des larves de <u>Dytiscus verticalis</u> de stade III dans les bassins expérimentaux à différents moments au cours de la journée . . . . .	87
10. Densités et biovolumes moyens calculés pour les différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins expérimentaux. . . . .	93
11. Distribution des nombres de têtards de <u>Rana sylvatica</u> par classe de tailles dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux. . . . .	99
12. Distribution des nombres de têtards de <u>Rana sylvatica</u> par stade de développement dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux . . . . .	102

13. Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus  
par classe de tailles dans l'étang, le bassin témoin et les  
bassins expérimentaux. . . . . 105
14. Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus  
par stade de développement dans l'étang, le bassin témoin et  
les bassins expérimentaux. . . . . 107

## RESUME

L'importance de l'influence de la prédation sur la structure des communautés animales d'eau douce a fait l'objet de plusieurs études somme toute récentes. Certaines traitent des interactions entre insectes ou entre amphibiens. L'action des insectes sur des communautés amphibiennes n'a été analysée qu'au niveau individuel ou spécifique. Aucune étude, à notre connaissance, détermine l'impact potentiel d'un insecte sur une communauté amphibiennne. Par des expériences menées au laboratoire et sur le terrain, la présente étude vise à déterminer l'impact de la prédation des larves de Dytiscus verticalis (Coleoptera, Dytiscidae) sur une communauté larvaire d'anoures en mare temporaire.

Dans des aquariums en laboratoire, nous avons analysé d'une part, la prédation exercée par les larves de Dytiscus verticalis sur certaines classes de tailles et selon l'appartenance spécifique des têtards et, d'autre part, à quel point certains facteurs biotiques (stade de développement du prédateur, densité initiale de proies) et physiques (température et lumière) altèrent cette prédation. En milieu semi-naturel, dans des enclos en moustiquaire aménagés de façon à reproduire le milieu naturel, nous avons déterminé le comportement de chasse de la larve de dytique (stade III) et son impact sur la communauté de têtards présente dans l'étang.

Les larves de D. verticalis autant de stade II que de stade III ont montré en laboratoire une prédation sélective en faveur des têtards expérimentaux dont le poids représente de 0,5 à 1,0 fois la masse corporelle du dytique, les plus gros têtards ne pouvant être maîtrisés. Mises en présence de petits têtards de différentes espèces, elles sélectionnent ceux de Rana sylvatica et de Bufo americanus en dépit du poids corporel deux fois moindre des derniers. Une augmentation de la mobilité des têtards de Bufo pourrait compenser leur faible taille et favoriser un taux de rencontre plus élevé avec la larve de dytique. Les têtards de Hyla crucifer, de très petite taille et peu mobiles, sont délaissés par la larve de D. verticalis.

L'élévation de la température (12°C-22°C) et l'absence de lumière n'altèrent pas de façon significative cette prédation sélective mais favorisent les captures. Selon nos observations, les larves de D. verticalis semblent détecter par stimulation tactile la présence des proies.

En milieu semi-naturel, les facteurs physiques et biotiques responsables de la distribution spatio-temporelle des têtards et des dytiques sont analysés. Les larves de D. verticalis suivent un cycle nycthémeral dans leur répartition spatiale et leur activité de chasse. Situées en eau profonde le jour, elles chassent à l'affût les têtards mobiles (surtout Rana sylvatica qui se déplace en banc) qu'elles rencontrent. Une activité amoindrie des têtards au coucher du soleil les incite à délaissier progressivement leur comportement de chasse à l'affût

pour adopter une chasse en maraude. Ces déplacements amènent progressivement les dytiques vers la périphérie de l'étang à la rencontre de têtards (surtout Bufo americanus) regroupés en agrégations. Malgré une capture importante de têtards, les larves de dytique retournent en eau profonde au cours de la nuit. Ce schéma comportemental entraîne une maximisation du taux de rencontre avec les proies. Ce comportement peut résulter d'une adaptation à l'évitement de prédateurs diurnes.

La structure des populations de R. sylvatica et de B. americanus est déterminée de même que les concentrations en phytoplancton (source principale d'alimentation des têtards).

La communauté de têtards présente dans l'étang correspond en moyenne à de petits individus par rapport aux larves de dytique. La sélection qui s'instaure s'effectue en fonction de l'identité des proies. Les larves de D. verticalis sélectionnent les têtards de R. sylvatica et de B. americanus en des proportions similaires par rapport à leur densité initiale respective. La forte mortalité observée pour les têtards de H. crucifer résulterait en grande partie d'une intense compétition interspécifique.

En définitive, la prédation du dytique a réduit l'effectif de R. sylvatica et de B. americanus mais n'a pas modifié la composition spécifique relative de la communauté de têtards. La réduction des B. americanus a toutefois favorisé la croissance pondérale des têtards de

R. sylvatica. Ces constatations demeurent valables dans les limites de densités offertes. A l'échelle de l'étang, compte tenu de la fréquente dominance numérique de B. americanus dans les communautés larvaires d'anoures, ce sont les populations de R. sylvatica qui souffriraient le plus de la prédation des larves de Dytiscus verticalis.

## REMERCIEMENTS

Ma profonde gratitude s'adresse au Dr. Raymond Leclair, directeur de ce projet, qui par son aide, sa participation assidue aux travaux et ses judicieux conseils, a facilité la réalisation de cette étude.

Je tiens à remercier également le Dr. Alain Maire pour ses commentaires critiques lors de l'analyse des données et pour l'intérêt soutenu qu'il a porté à ce travail.

Mes remerciements les plus sincères vont au Dr. Antoine Aubin et à M. Alain Chalifour pour les informations apportées lors de la réalisation de la partie statistique de ce projet et à Mme Suzanne Dupuis pour m'avoir initiée à l'analyse du phytoplancton.

Je suis finalement très reconnaissante envers M. Yves Alarie, M. Gilles Landry et Mme Suzanne Levasseur pour l'aide technique apportée lors des travaux en laboratoire et sur le terrain.

Cette étude a été rendue possible grâce à une subvention reçue du C.R.S.N.G. Canada (A8126 à R.L.Jr.)



## CHAPITRE 1

### INTRODUCTION

Plusieurs variables influencent la distribution et l'abondance des communautés animales tels l'expérience individuelle, la nourriture, les facteurs physiques, la compétition, la répartition et la prédation. Les relations prédateurs-proies affectent divers facteurs essentiels à la survie et la perpétuation de l'espèce: la reproduction des proies, leur alimentation, leur adaptation à l'environnement physique et leur mode de défense (Peckarsky, 1984).

La prédation agit au niveau de la communauté animale, façonnant sa structure au gré des chasses sélectives pratiquées par les prédateurs (Glasser, 1979). Quelques travaux soulignent l'importance de ce phénomène pour les communautés animales d'eau douce (Macan, 1977; Zaret, 1980). A ce chapitre, les insectes aquatiques constituent une faune intéressante et leurs relations prédateurs-proies ont fait l'objet de plusieurs revues (Bay, 1974; Allan, 1983; Peckarsky, 1982, 1984). L'action prédatrice de ces insectes sur les communautés larvaires d'amphibiens qui leur sont associées n'a pas bénéficié autant d'intérêt (Caldwell et al., 1980; Caldwell, 1982); à notre connaissance, seule l'équipe de Brodie et Formanowicz (New-York) s'est engagée dans une étude à long terme de telles interactions en étangs semi-permanents

(Brodie et al., 1978; Formanowicz, 1982; Formanowicz et Brodie, 1982; Brodie et Formanowicz, 1981, 1983). La prédation s'exerce également au sein même de la communauté d'amphibiens (Wilbur et al., 1983) et affecte indirectement la survie des espèces en compétition (Walter, 1975; Morin, 1981, 1983). Si ces derniers travaux abordent l'effet de prédation au niveau de la communauté des proies, ceux impliquant les insectes comme prédateurs d'amphibiens se sont limités jusqu'à maintenant au niveau individuel ou spécifique.

Dans cette optique d'une éventuelle action structurante de la prédation des insectes sur une communauté larvaire d'amphibiens, nous analysons le caractère sélectif de la chasse pratiquée par la larve du dytique commun, Dytiscus verticalis Say et sa répercussion sur un ensemble de têtards d'Anoures. Parmi les nombreux coléoptères Dytiscidés, cette espèce est considérée comme le plus important prédateur de têtards d'Anoures en milieu temporaire ou semi-temporaire (Brodie et Formanowicz, 1983).

La prédation peut affecter la structure de la communauté de différentes façons. Les prédateurs non discriminants, qui consomment les proies en des proportions similaires à celles que l'on peut observer dans l'environnement, ne font que réduire l'effectif de la communauté sans en modifier la composition spécifique; ils favorisent toutefois le développement des individus restants et/ou l'introduction de nouvelles espèces (Peckarsky, 1984). Les prédateurs sélectifs, qui capturent en plus grand nombre certaines tailles ou espèces de proies, amènent des

changements dans la structure des populations-proies. La prédation qui s'exerce sur les espèces dominantes peut favoriser le développement des autres membres de la communauté.

Chez les prédateurs sélectifs, deux types de sélection semblent exister. D'une part, une sélection active où le prédateur (certains Anisoptères; Cloarec, 1977; Blois, 1982) rejette certains types de proie, et d'autre part, une sélection passive ou préférentielle (Pastorok, 1980) où certains types de proies sont plus susceptibles que d'autres d'être rencontrés (Odonates et Plécoptères; Peckarsky, 1982), capturés (Chaoboridés; Deonier, 1943; Pastorok, 1980) et/ou ingérés (Gilbert, 1976).

La sélection des victimes chez les larves de D. verticalis serait gouvernée par leur habileté à saisir et à maîtriser une taille donnée de proies (Balduf, 1935). Lee (1967) et Young (1967) notent que la vulnérabilité des têtards d'Anoures à la prédation de larves de Dytiscus est fonction de la taille de la proie relativement à la distance intermandibulaire du dytique. Récemment, Formanowicz et Brodie (1982) ont conclu que la taille était le facteur d'antiprédation le plus important chez les têtards d'Anoures comestibles. D. verticalis exercerait une prédation sélective sur certaines tailles de têtards (Brodie et Formanowicz, 1983). La mobilité des têtards a également été indiquée comme variable pouvant affecter leur vulnérabilité (Young, 1967; Severtson et Surova, 1979).

En combinant travaux de laboratoire et travaux de terrain, la présente étude vise donc à comprendre l'écologie de prédation des larves de D. verticalis et à mesurer leur impact sur une communauté de têtards d'Anoures. En laboratoire, la nature de la prédation exercée par les larves de dytique et la vulnérabilité des différentes tailles et espèces de têtards sont analysées et ce, en fonction du stade de développement du dytique. Nous observerons également à quel point certains facteurs physiques (température, lumière) et biotique (densité initiale de proies) altèrent cette prédation.

D'une part, on peut supposer qu'une variation de la température affecte de façon différentielle la mobilité du dytique et/ou des différents têtards et modifie ainsi la vulnérabilité des têtards à la prédation des larves de dytique. De plus, il est démontré que l'absence de lumière diminue le degré de sélectivité des proies chez les larves d'insectes aquatiques, ces dernières étant moins sélectives (Cooper, 1983). D'autre part, l'idée est généralement admise que le prédateur optimise son comportement de chasse; peu sélectif en présence d'une faible densité de proies, il tend à capturer des proies préférentielles à mesure que la densité augmente.

Ces facteurs physiques (température, lumière) et biotiques (densité initiale de proies, stade de développement du dytique) peuvent influencer de plus le taux de capture. Il est possible qu'une élévation de la température ou une augmentation du stade de développement du prédateur favorise la capture de proies en raison d'une demande

énergétique accrue. De plus, l'absence de lumière ou une diminution de la densité de proies peut réduire l'efficacité de capture de la larve de dytique conséquent dans le premier cas, d'un degré de perception moindre du prédateur et dans l'autre, d'un plus faible taux de rencontre entre le prédateur et les proies.

En milieu semi-naturel, nous analysons le comportement de chasse de la larve de dytique et son rythme nycthéméral de prédation. Selon Formanowicz (1982), la larve de Dytiscus verticalis adopte une chasse à l'affût ou en maraude en fonction du taux de rencontre avec les proies. Ce comportement peut amener une variation dans le nombre et l'identité des têtards capturés au cours de la journée. C'est ainsi que nous déterminerons la répartition spatio-temporelle du dytique et des membres d'une communauté de têtards composée de Rana sylvatica, Hyla crucifer et Bufo americanus et analyserons les facteurs physiques (température, lumière) et biotiques (présence de prédateur et/ou de compétiteur) responsables d'une telle répartition. A partir des observations effectuées en laboratoire et sur le terrain, nous tenterons d'analyser la prédation du dytique. Il est à noter que des facteurs autre que la prédation, telle la compétition, peuvent influencer la survie et la croissance des têtards. C'est ainsi que la productivité en phytoplancton (source principale de nourriture pour les têtards; Seale 1981) de l'étang sera établie. Finalement, nous déterminerons l'impact de la prédation de la larve de dytique sur la communauté de proies présente dans l'étang.

## CHAPITRE 2

### CYCLE DE VIE

Parmi les 139 espèces de coléoptères au Québec appartenant à la famille des Dytiscidées (Alarie, 1985), Dytiscus verticalis est considérée comme l'une des plus grosses espèces, la larve pouvant atteindre plus de 1600 mg avant d'entrer en nymphose. D. verticalis trouve des conditions de vie les plus favorables dans une nappe d'eau relativement petite ayant au plus un courant d'eau lent, une faible profondeur, une abondance de vie animale et une riche végétation. Les macrophytes telles les quenouilles sont utilisés comme abri et servent également de support pour la larve (Balduf, 1935).

D. verticalis ne connaît qu'une génération par année et hiverne sous forme adulte. Les premières larves apparaissent dès la mi-mai (Brodie et Formanowiz, 1983) suite à l'éclosion des oeufs pondus par la femelle au cours du mois de février souvent avant même que toute la glace ne soit fondue; ces oeufs sont déposés un à un dans les tissus des plantes vascularisées en une rangée continue le long du vaisseau principal de la plante.

Considérées comme d'excellentes nageuses, grâce à la présence de franges natatoires bien développées sur leurs cerques et sur les

derniers segments de l'abdomen (Galewsky, 1971), les larves de D. verticalis peuvent se déplacer facilement et rapidement dans l'étang à la recherche de proies. Elles s'alimentent largement de têtards grâce à leurs mandibules robustes et cannelées qu'elles insèrent dans la chair de leur proie pour y injecter une toxine ou un liquide protéolytique qui stupéfie et tue la victime puis solubilise ses tissus. Le fluide est aspiré par les canaux mandibulaires et conduit vers le tractus digestif. La bordure du canal mandibulaire est ouverte et façonnée en sillons qui convergent sans se rejoindre; chaque sillon porte de nombreuses soies fines qui servent à fermer le canal et à y confiner le liquide qui y passe (Balduf, 1935). La bouche demeure fermée tout au cours de l'ingestion. Occasionnellement, leurs mandibules sont déplacées et une nouvelle quantité de solvant injectée.

A intervalles réguliers, les larves montent à la surface pour respirer. Etant plus légères que l'eau, elles peuvent atteindre la surface sans engager de mouvements de nage. La larve porte alors l'apex de l'abdomen à la surface de l'eau pénétrant le film d'eau pour atteindre l'atmosphère. Les stigmates latéraux étant le plus souvent fermés (sauf lors de la mue, à la fin du troisième stade et au moment de la pupaison), l'air est admis aux deux trachées longitudinales par l'intermédiaire d'une paire de stigmates terminaux. Elles peuvent alors respirer tout en s'alimentant, se déplaçant près de la surface de l'eau, flottant ou se fixant aux macrophytes à l'aide des pinces tarsales. La respiration dermique semble importante surtout chez les jeunes larves puisque tous les stigmates (latéraux et terminaux) sont fermés (Balduf,

1935). L'air est emmagasiné dans une série de petites commissures dorsales reliées à chaque trachée longitudinale.

La quantité de nourriture disponible et la température de l'eau influencent le taux de croissance des larves. La température optimale se situe aux environs de 27° C; une température supérieure à 35° C semble fatale pour la larve de premier stade (Balduf, 1935). La larve passe par trois stades de développement. Le processus de mue chez D. marginalis (espèce européenne semblable à D. verticalis) requiert ordinairement de 2 à 10 minutes selon la température de l'eau. Il s'effectue le plus souvent le jour en raison des températures élevées observées dans l'étang; La larve cesse de s'alimenter. Une défécation complète semble précéder la mue (Balduf, 1935). Un développement rapide est avantageux puisque les mares s'assèchent fréquemment au cours de l'été. La plupart des larves de D. verticalis ont complété leur développement à la mi-juillet (Brodie et Formanowicz, 1983) et se transforment en nymphe.

Avant la nymphose, la larve de D. verticalis s'enfuit dans le sol près de la ligne de rivage. Elle construit une cellule pupale à l'aide de ses mandibules, ses pattes arrière et le revirement de son corps (Formanowicz et Brodie, 1981). La cellule pupale est sphérique et scellée de l'entrée. Elle protège la larve contre la prédation et la sécheresse (Young, 1967). L'insecte y demeure durant 20 à 34 jours. L'adulte nouvellement éclos est blanc et noircit en 8 à 14 heures (Formanowicz et Brodie, 1981).



Les Dytiscidés ont un ensemble d'ennemis naturels adaptés à la vie aquatique, incluant des plantes, des vers parasites, des insectes entomophages, des poissons, des amphibiens et des oiseaux aquatiques; ils sont aussi sujets à l'influence de substances inorganiques (Blunck, 1923; Wilson, 1923).

PREMIERE PARTIE:

LABORATOIRE

## CHAPITRE 3

### MATERIEL ET METHODES

#### 3.1 Provenance et préparation des spécimens

Le matériel biologique utilisé lors des expériences provient de mares temporaires d'une sablière abandonnée localisée dans la région de Trois-Rivières. Ces mares, pauvres en végétation aquatique hormi quelques scirpes (Scirpus pedicellatus) et quenouilles (Typha latifolia), sont colonisées par de nombreux têtards d'amphibiens et des insectes prédateurs notamment des dytiques et des odonates.

Les prédateurs expérimentaux, soit les larves de Dytiscus verticalis, sont récoltés à la paise, déposés isolément dans des piluliers contenant de l'eau d'étang et acheminés rapidement au laboratoire pour être identifiés. Il existe malheureusement peu de clés d'identification spécifiques aux larves de dytique, la plupart décrivant des critères taxonomiques applicables au niveau des genres. Le genre Dytiscus, qui intéresse notre étude, se caractérise par la présence de longues soies natatoires de chaque côté des cerques et de palpes maxillaires constitués de 6 segments (Bertrand, 1972). L'absence de soies natatoires chez les jeunes larves de stade I complique cependant l'identification. La différenciation des stades de développement est

facilement observée lors des augmentations marquées du volume des larves et de la largeur de leur capsule céphalique; après l'ecdysièse, l'introduction d'air (au niveau des stigmates) et d'eau (au niveau de la bouche) vers l'intestin double le volume de la larve (Balduf, 1935).

Avant chaque expérience, les larves de dytique sont placées individuellement dans de petits récipients en pyrex de 500 ml remplis aux trois quarts d'eau d'étang. Chacune d'entre elles est mise en présence de cinq têtards (Rana sylvatica); les dytiques qui n'ont pas consommé de proies après quinze minutes d'exposition ou sont sur le point de muer ont été délaissés. Pour leur part, les têtards acheminés au laboratoire sont déposés dans des récipients blancs en plastique remplis d'eau d'étang; ils sont aussitôt sélectionnés pour former différentes classes de proies en prévision des tests de prédation sélective selon la taille des spécimens ou selon leur identité spécifique.

### 3.2 Prédation sélective selon la taille des têtards

Les têtards utilisés lors des tests de prédation sélective selon la taille des proies appartiennent tous à l'espèce R. sylvatica. Ceux-ci sont regroupés artificiellement en différentes classes selon l'apparence de leur taille; les poids respectifs ne sont déterminés qu'ultérieurement pour ne pas blesser les spécimens avant l'expérience mais on évite déjà à priori le chevauchement entre les classes.

### 3.2.1 Effet de la température, de la lumière et du stade de développement du dytique

Les expériences sont réalisées dans des aquariums rectangulaires de cinq litres remplis aux trois quarts d'eau naturelle provenant des mares et préalablement filtrée à travers un filet entomologique. Cette eau est aérée à l'aide de pompes d'aquariophilie munies de fractionneurs d'air. Quelques branches de scirpes (Scirpus pedicellatus) sont ajoutées en guise de support. Trois grands bassins contenant chacun cinq aquariums (correspondant à cinq replications) sont maintenus à une température constante par des contrôleurs de température de type HAAKE F3-C. Les larves sont testées aux températures de 12°, 17° et 22°C en présence ou en l'absence de lumière dans une pièce à photopériode contrôlée. Dans chaque aquarium, nous retrouvons une larve de dytique d'un stade de développement donné en présence de 18 têtards répartis également en deux ou trois classes de tailles. Avant le début des tests, têtards et larves de dytique subissent isolément une période d'acclimatation de trois heures, le dytique étant déposé dans un récipient de verre situé à la surface de l'eau de l'aquarium. Nous déterminons l'influence de la température et de la lumière sur la sélectivité de prédation des larves de stade II puis sur celle des larves plus âgées de stade III.

Après la mise en contact du prédateur avec ses proies, des observations sont effectuées régulièrement afin de déterminer le moment où la larve de dytique aura capturé à peu près la moitié des têtards

présentés. Au début de chaque relevé, nous observons le comportement du prédateur et des proies (à l'aide d'une lampe de poche lors des expériences à l'obscurité). Lentement, nous déplaçons les quelques branches de scirpes et retirons le fractionneur d'air afin de bien déterminer le nombre de têtards vivants appartenant à chaque classe de tailles. La présence de cadavres est notée et ces derniers sont aussitôt retirés de l'aquarium pour garder le milieu salubre.

L'expérience prend fin lorsque la prédation atteint près de 50%; les spécimens restants sont alors fixés dans l'alcool. Par la suite, le poids des individus est déterminé au milligramme près à l'aide d'une balance Mettler 20 après que le surplus de fixatif ait été retiré. L'usage d'un binoculaire nous permet de déterminer le stade de développement des têtards selon la clé de Gosner (1960).

### 3.2.2 Effet de la densité de têtards

L'influence de la densité initiale de têtards sur la sélectivité de prédation selon la taille des têtards est déterminée à partir d'expériences effectuées dans deux grands bassins divisés chacun en trois sections égales de 45 cm par 30 cm à l'aide de plaques de plexiglas opaque. Chaque section contient 15 l d'eau d'étang filtrée et aérée (profondeur moyenne: 11.5 cm). Huit branches de quenouilles (I. latifolia) sont distribuées uniformément dans le bassin et fixées à la verticale dans un substrat de sable grossier provenant de la sablière. La larve de Dytiscus utilise régulièrement ce macrophyte comme support

pour demeurer submergée la tête en bas et les stigmates terminaux de l'abdomen affleurant la surface de l'eau pour assurer la respiration. La température de l'eau est celle de la pièce, soit environ 20°C; la photopériode sélectionnée est de 16:8. Nous utilisons cinq des six sections de bassins; elles contiennent respectivement des densités initiales de têtards de 20, 40, 60, 80 et 100 individus répartis chaque fois en deux classes de tailles distinctes. Une larve de dytique de stade III est ajoutée dans chaque section après une période d'acclimatation et de jeûne de 24 heures.

Dès la mise en contact de la larve avec les têtards, un relevé de prédation est effectué régulièrement comme dans les expériences précédentes. Lors du décompte, nous retirons cependant la larve de dytique de la section du bassin et la déposons provisoirement dans un récipient de verre rempli d'eau provenant des bassins. Nous retirons également un à un les têtards restants de la section afin d'en déterminer le nombre exact. Les têtards sont remis dans la section un peu avant la larve de dytique. Lorsque le taux de mortalité des têtards a atteint à peu près 50%, les spécimens restants sont fixés dans l'alcool et pesés au milligramme près. Le stade de développement des têtards est déterminé à partir de la clé de Gosner (1960). L'expérience est répétée une seconde fois avec une nouvelle série de dytiques également de stade III.

### 3.3 Prédation sélective selon l'espèce de têtards

Le protocole des expériences précédentes (1.2.1) est utilisé lors des tests de prédation sélective selon l'espèce de têtards afin de déterminer la vulnérabilité des têtards de Rana sylvatica, Hyla crucifer et Bufo americanus à la prédation des larves de dytique. Nous vérifions la sélectivité de prédation des jeunes larves de dytique de stade I cette fois et celle des larves plus âgées de stade III. Il est à noter que les larves de stade III seront testées à une température constante de 17°C seulement, en présence de lumière puis à l'obscurité. Dans chaque aquarium, le dytique est mis en présence d'un nombre déterminé de têtards de taille semblable dans la mesure du possible et répartis en trois classes définies par l'appartenance spécifique, soit les Rana, Hyla et Bufo.

Les données pour l'ensemble des expériences de prédation sélective, que ce soit selon la taille, la densité ou l'espèce de têtards, seront présentées sous forme de tableaux de contingence et traitées par des tests de chi-carré.

### 3.4 Taux de capture

Les taux de capture des larves de dytique sont déterminés à partir des informations complémentaires recueillies lors des relevés de prédation effectués régulièrement au cours des tests. La comparaison des droites de régression obtenues à partir des données nous permettra de



déterminer l'influence de la température, de la lumière, du stade de développement du dytique et de la densité initiale de têtards sur le taux de capture

## CHAPITRE 4

### RESULTATS

#### 4.1 Prédation sélective selon la taille des têtards

##### 4.1.1 *Dytiscus verticalis* de stade II

Les larves expérimentales de stade II de *D. verticalis* présentent à la fin des tests un poids corporel moyen de  $378 \pm 89$  mg ( $n=30$ ). Les têtards offerts (*R. sylvatica*) se distribuent au départ en trois classes de tailles nettement définies. La pesée des individus restants à la fin des tests, nous permet de déterminer le poids moyen de chaque classe. Celui-ci double d'une classe à une autre soit  $107 \pm 31$  mg pour la classe des petits têtards,  $235 \pm 26$  mg pour les moyens et  $480 \pm 73$  mg pour les gros. Les stades de développement correspondants sont de 25-28, 28-31 et 31-36 respectivement, soit des séries de stades qui ne diffèrent, outre le poids des individus, que par un développement accru du bourgeon des membres postérieurs (Gosner, 1960).

Le tableau 1 résume les résultats de prédation sélective pour l'ensemble des dytiques de stade II. En regard des diverses températures expérimentales (12°C, 17°C, 22°C) en présence ou en l'absence de

Tableau 1

Tableau de contingence de 3 par 3 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade II de Dytiscus verticalis sur des têtards de Rana sylvatica regroupés en trois classes de tailles.

(L = lumière; O = obscurité; Pd = poids; \*\*\* =  $p < 0,001$  )

Phot.	T° (°C)	Nb. de têtards capturés				$\chi^2$
		poids moyen (mg)			Total	
		107	235	480		
L	12	10	23	5	38	(T°) 3,33
	17	14	24	7	45	
	22	16	19	12	47	
	Total	40	66	24	130	
						(L-O) 2,30
O	12	15	15	8	38	(T°) 0,49
	17	15	20	9	44	
	22	18	18	10	46	
	Total	48	53	27	128	
						(Pd) 14,28***
TOTAL		88	119	51	258	

lumière, nous retrouvons, pour les différentes classes de tailles, des proportions dont chaque nombre correspond au total des têtards (R. sylvatica) capturés par un ensemble de cinq dytiques et appartenant à une classe de tailles déterminée. Au départ, chacune des cinq larves de dytique est en contact avec 18 têtards répartis en trois classes de tailles. Considérant qu'un nombre total de 90 têtards est offert comme proies et que chaque test est stoppé après 50% de prédation, le nombre total de têtards capturés avoisinera 45. Ainsi on peut lire, au tableau 1, qu'à 17°C en présence de lumière, cinq larves de dytique ont capturé 14 petits têtards, 24 moyens et seulement 7 gros pour un total de 45. Des sommes totales moindres sont cependant notées à 12°C en raison d'une capture plus lente des dytiques et conséquemment d'un arrêt imposé au déroulement de l'expérience.

L'application d'un test de chi-carré ( $\chi^2$ ) sur les proportions obtenues à 12°C, 17°C et 22°C en présence de lumière, nous permet d'indiquer qu'une variation de température de 10°C (entre 12°C et 22°C) n'altère pas de façon significative la sélection qu'exerce le dytique parmi les tailles de têtards disponibles ( $\chi^2=3,33$ ). Le même phénomène est observé à l'obscurité ( $\chi^2=0,49$ ). Il nous est alors permis d'effectuer la sommation des proportions obtenues aux diverses températures et d'examiner globalement l'effet de la lumière. Ainsi, indépendamment de la température (12-22°C), les 15 larves de dytique testées en présence de lumière ont capturé au total 40 petits têtards, 66 moyens et 24 gros; à l'obscurité le même nombre de larves a

sélectionné 48 petits têtards, 53 moyens et 27 gros. La comparaison de ces proportions totales ne révèle pas d'effet significatif ( $\chi^2=2,30$ ) de la lumière dans le choix de la taille des proies. L'absence d'effet de la température et de la lumière justifie alors le calcul d'un grand total. Ce dernier nous fait montre pour l'ensemble des 30 larves testées d'une prédation sélective sur les têtards de tailles moyenne ( $n=119$ ) et petite ( $n=88$ ), les gros têtards étant par conséquent moins souvent capturés ( $n=51$ ). Cette différence est hautement significative ( $\chi^2 = 14,28$ ;  $p < 0,001$ ). Un test similaire pratiqué seulement sur les sommations totales des deux classes sélectionnées de têtards traduit une prédation accrue sur ceux de taille moyenne ( $p < 0,005$ ). Cette différence est plus marquée en présence de lumière qu'à l'obscurité et surtout chez les individus soumis à basse température ( $12^\circ\text{C}$ ). Les gros têtards pour leur part ne sont pas rejetés complètement par la larve de stade II; ils représentent 19,7% de tous les spécimens tués.

#### 4.1.2 Dytiscus verticalis de stade III

Les expériences sont réalisées avec des larves de dytique de stade III (poids moyen =  $962 \pm 100$  mg;  $n=30$ ), mais cette fois les 18 têtards présentés à chaque larve se répartissent en deux classes de tailles bien définies au lieu de trois. Le poids moyen des petits têtards non capturés à la fin des tests est trois fois moindre que celui des gros soit  $162 \pm 33$  mg et  $521 \pm 58$  mg respectivement. Leurs stades de développement sont dans l'ordre de 25-32 et 32-41 soit des différences

dans la longueur des membres postérieurs et la formation des doigts (Gosner, 1960).

Les résultats de prédation des larves plus âgées de stade III sont consignés au tableau 2 et se lisent comme ceux du tableau 1. Par une démarche similaire à celle utilisée dans le cas des larves de stade II, nous pouvons, après application de tests de  $\chi^2$  sur les proportions obtenues, réitérer une partie des conclusions tirées précédemment, soit premièrement une sélection de certaines tailles de proies indépendante de la température (entre 12°C et 22°C), que ce soit à la lumière ( $\chi^2=0,14$ ) ou à l'obscurité ( $\chi^2=0,65$ ) et deuxièmement une absence d'effet de la lumière ( $\chi^2=0,85$ ) sur cette sélectivité de prédation. L'on note cependant, à l'inverse de ce qui est conclu pour les larves de dytique de stade II, une plus grande efficacité dans la capture de gros têtards, ceux-ci comptant au total deux fois plus de spécimens tués ( $n=168$ ) que les petits ( $n=86$ ); la différence est hautement significative ( $\chi^2 = 26,47$ ;  $p < 0,001$ ). L'utilisation de l'indice de préférence développé par Jacobs (1974) nous permet de déterminer le degré de préférence pour un type de têtards. Il se traduit comme suit:

$$P = \frac{Ne_1/Ne_2 - N_1/N_2}{Ne_1/Ne_2 + N_1/N_2}$$

où P est la préférence du prédateur pour les petits ( $i=1$ ) ou les gros têtards ( $i=2$ ),  $Ne_i$  est le nombre de têtards ingérés de type i et  $N_i$  est l'abondance initiale de têtards de type i. Un indice variant de -1 à 0 indique une préférence pour les gros têtards et de 0 à +1 pour les

Tableau 2

Tableau de contingence de 2 par 3 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade III de Dytiscus verticalis sur des têtards de Rana sylvatica regroupés en deux classes de tailles.

(L = lumière; O = obscurité; Pd = poids; \*\*\* =  $p < 0,001$  )

Phot.	T° (°C)	Nb. de têtards capturés poids moyen (mg)			X²
		162	521	Total	
L	12	16	27	43	(T°) 0,14
	17	16	30	46	
	22	17	27	44	
	Total			49 84 133	
					(L-O) 0,85
O	12	9	26	35	(T°) 0,65
	17	15	29	44	
	22	13	29	42	
	Total			37 84 121	
TOTAL					(Pd) 26,47***

petits têtards. Les données obtenues fournissent un indice égal à  $-0,3228$  et démontrent ainsi une préférence pour les gros têtards.

#### 4.1.3 Densité de têtards

Le tableau 3 résume les résultats de prédation sélective des larves de dytique de stade III (poids moyen =  $1\,198 \pm 210$  mg;  $n=10$ ) auxquelles on a donné, en différentes densités initiales, des têtards de R. sylvatica toujours répartis en deux classes de tailles. Le poids moyen des petits têtards à la fin des tests est deux fois moins élevé que celui des gros soit  $227 \pm 40$  mg comparativement à  $542 \pm 55$  mg; les stades de développement sont de 27-34 et 34-41 respectivement.

Sous chaque classe de tailles (Tableau 3), en regard des diverses densités initiales de têtards (20, 40, 60, 80, 100), sont représentés les nombres de têtards capturés par chaque ensemble de deux dytiques testés lorsque la prédation a atteint près de 50%.

En comparant les proportions obtenues à diverses densités initiales (à l'aide d'un test de  $\chi^2$ ), on constate que la densité, dans les limites expérimentales, n'altère pas de façon significative le choix du dytique pour certaines tailles de têtards ( $\chi^2=0,24$ ). Au total, nous notons chez ces larves de stade III une tendance à capturer plus de gros têtards ( $n=175$ ) que de petits ( $n=125$ ). Toutefois la signification statistique de cette différence n'atteint pas le seuil des 95% de probabilité ( $p >$



Tableau 3

Tableau de contingence de 2 par 5 exprimant les résultats de prédation des larves de stade III de Dytiscus verticalis en présence de différentes densités initiales de têtards de Rana sylvatica regroupés en deux classes de tailles.  
(D = densité; Pd = poids)

Densité de têtards	Nb. de têtards capturés poids moyen (mg)			$\chi^2$
	227	542	Total	
20	7	12	19	(D) 0,24
40	18	25	43	
60	25	34	59	
80	36	48	84	
100	41	56	97	
TOTAL	127	175	302	(Pd) 3,53

0,05). Des différences dans les rapports de poids entre prédateurs et proies pourraient expliquer en partie cette prédation non marquée pour les têtards plus développés chez les larves de stade III. Ces rapports seront analysés au cours de la discussion.

#### 4.2 Prédation sélective sur certaines espèces de têtards

##### 4.2.1 Dytiscus verticalis de stade I

Les 24 têtards présentés à chaque jeune larve de dytique (stade I; poids moyen =  $92 \pm 30$  mg;  $n=30$ ) se répartissent au départ en trois classes définies par l'appartenance spécifique soit 8 R. sylvatica, 8 H. crucifer et 8 B. americanus. La pesée des individus restants nous permet de déterminer le poids moyen de chaque classe soit  $17 \pm 4$  mg pour Rana,  $8 \pm 3$  mg pour Hyla et  $10 \pm 3$  mg pour Bufo. En soumettant cinq larves de dytique aux mêmes conditions de température et de lumière, nous utilisons au total 120 têtards pour chaque expérience. A la fin d'un test, le nombre total de têtards capturés avoisinera 60 puisque la prédation est stoppée quand près de 50% des proies ont été saisies. Ainsi au tableau 4, les nombres inscrits sous chacune des classes de têtards représentent les quantités respectives de Rana, de Hyla et de Bufo prélevées par un ensemble de 5 dytiques.

Les résultats obtenus à 12°C, 17°C et 22°C en présence ou en l'absence de lumière et les calculs de  $\chi^2$  tendent à démontrer que la

Tableau 4

Tableau de contingence de 3 par 3 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade I de Dytiscus verticalis sur trois espèces de têtards.

(L = lumière; O = obscurité; Esp.= espèce; \*\*\* =  $p < 0,001$ ).

Phot.	T° (°C)	Nb. de têtards capturés				$\chi^2$
		<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Total	
		poids 17	moyen 8	(mg) 10		
L	12	29	6	22	57	(T°) 1,31
	17	28	8	26	62	
	22	31	5	29	65	
	Total	88	19	77	184	
						(L-O) 4,06
O	12	18	9	23	50	(T°) 1,21
	17	24	7	28	59	
	22	19	7	28	54	
	Total	61	23	79	163	
						(Esp.) 70,58***
TOTAL		149	42	156	347	

température n'a pas d'effet significatif sur la vulnérabilité différentielle des trois espèces proies et ce, autant en photopériode ( $X^2=1,31$ ) qu'en scotopériode ( $X^2=1,21$ ). Les larves de dytique ( $n=15$ ) ont capturé au total 88 Rana, 19 Hyla et 77 Bufo à la lumière et des proportions voisines à l'obscurité soit 61 Rana, 23 Hyla et 79 Bufo; ainsi donc, la lumière n'a pas non plus d'effet significatif ( $X^2=4,06$ ) sur le choix sélectif du dytique pour une espèce ou l'autre de têtards. Au grand total, les jeunes larves (stade I) capturent autant de Rana ( $n=149$ ) que de Bufo ( $n=156$ ). Les têtards de Hyla sont plutôt délaissés n'étant consommés qu'en faible quantité ( $n=42$ ); cette différence est hautement significative ( $p < 0,001$ ).

#### 4.2.2 Dytiscus verticalis de stade III

Chacune des grosses larves de dytique de stade III (poids moyen =  $1\,280 \pm 303$  mg;  $n=10$ ) a été mise en présence de 18 têtards répartis également entre les trois espèces d'Anoures. Une gamme restreinte de tailles pour une même espèce-proie en milieu naturel, nous a contraint à utiliser des individus de poids dissemblables. Le poids moyen des têtards de Hyla non capturés à la fin des tests ( $18 \pm 14$  mg) est sept fois moindre que celui des têtards de Bufo ( $122 \pm 40$  mg); les têtards de Rana sont pour leur part deux fois plus développés que ceux de Bufo (Tableau 5). Puisque les températures utilisées au cours des expériences précédentes n'avaient pas démontré d'effet significatif sur la vulnérabilité des proies, nous avons testé les dytiques de stade III à

Tableau 5

Tableau de contingence de 3 par 2 exprimant les résultats de prédation sélective des larves de stade III de Dytiscus verticalis sur trois espèces de têtards.

(L = lumière; O = obscurité; Esp.= espèce; \*\*\* =  $p.<0,001$ ).

Phot.	T° (°C)	Nb. de têtards capturés				X²
		<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>	Total	
		poids moyen	(mg)			
		254	18	122		
-----						
L	17	18	6	23	47	
						(L-O) 1,20
O	17	23	4	20	47	
-----						
TOTAL		41	10	43	94	(Esp.) 21,87***

17°C seulement. Avec 18 têtards par dytique, cinq dytiques testés et une prédation stoppée à 50%, le nombre total de têtards capturés avoisinera 45 pour l'ensemble des tests réalisés à une température et une photopériode déterminées.

Les tests statistiques appliqués sur les proportions obtenues en photopériode et en scotopériode (Tableau 5) tendent à démontrer encore une fois que la lumière n'affecte pas de façon significative ( $\chi^2=1,20$ ) la vulnérabilité des différentes espèces de têtards soumises à l'attaque du dytique. Au total (lumière et obscurité), les larves de stade III ( $n=10$ ) capturent nettement moins de têtards de Hyla ( $n=10$ ) que de Bufo ( $n=43$ ) ou de Rana ( $n=41$ ). Cette différence, hautement significative ( $p < 0,001$ ), n'est probablement pas étrangère à la très petite taille de Hyla (18mg) dans l'assemblage des proies disponibles; la prédation frappe ici les têtards plus développés que Hyla. Il est toutefois étonnant de constater que les Bufo soient sélectionnés en des proportions similaires à celles de Rana en dépit de leur poids corporel deux fois moindre.

#### 4.3 Taux de capture

L'influence de certains facteurs physiques (température, lumière) et biotiques (stade de développement du dytique, densité initiale de têtards) sur le taux de capture est déterminée à partir des résultats de prédation sélective selon la taille des têtards de R. sylvatica.

#### 4.3.1 Température

L'effet de la température sur le taux de capture est déterminé en examinant la prédation des larves de dytique de stade II en présence de lumière et soumises à des températures de 12°C et de 22°C. Le nombre cumulatif de têtards capturés par la larve de dytique à chaque relevé est transposé au tableau A-1 (annexe A). Pour l'ensemble des cinq dytiques testés à une même température, nous calculons à chaque relevé la moyenne qui sera portée graphiquement en fonction du temps écoulé au cours de l'expérience (Fig. 1).

Les droites de régression obtenues (Fig. 1) répondent aux équations  $y = 0,088x + 1,19$  (12°C) et  $y = 0,187x + 1,78$  (22°C) où  $y$  correspond au nombre cumulé de têtards capturés par la larve de dytique et  $x$  au temps écoulé, le coefficient de corrélation ( $r$ ) étant de 0,98. Les pentes de ces droites diffèrent significativement ( $t_{(2),14} = 6,154$ ;  $p < 0,001$ ). En présence de lumière, une élévation de température de 10°C (12°C-22°C) provoque chez les larves de stade II une hausse du taux de capture.

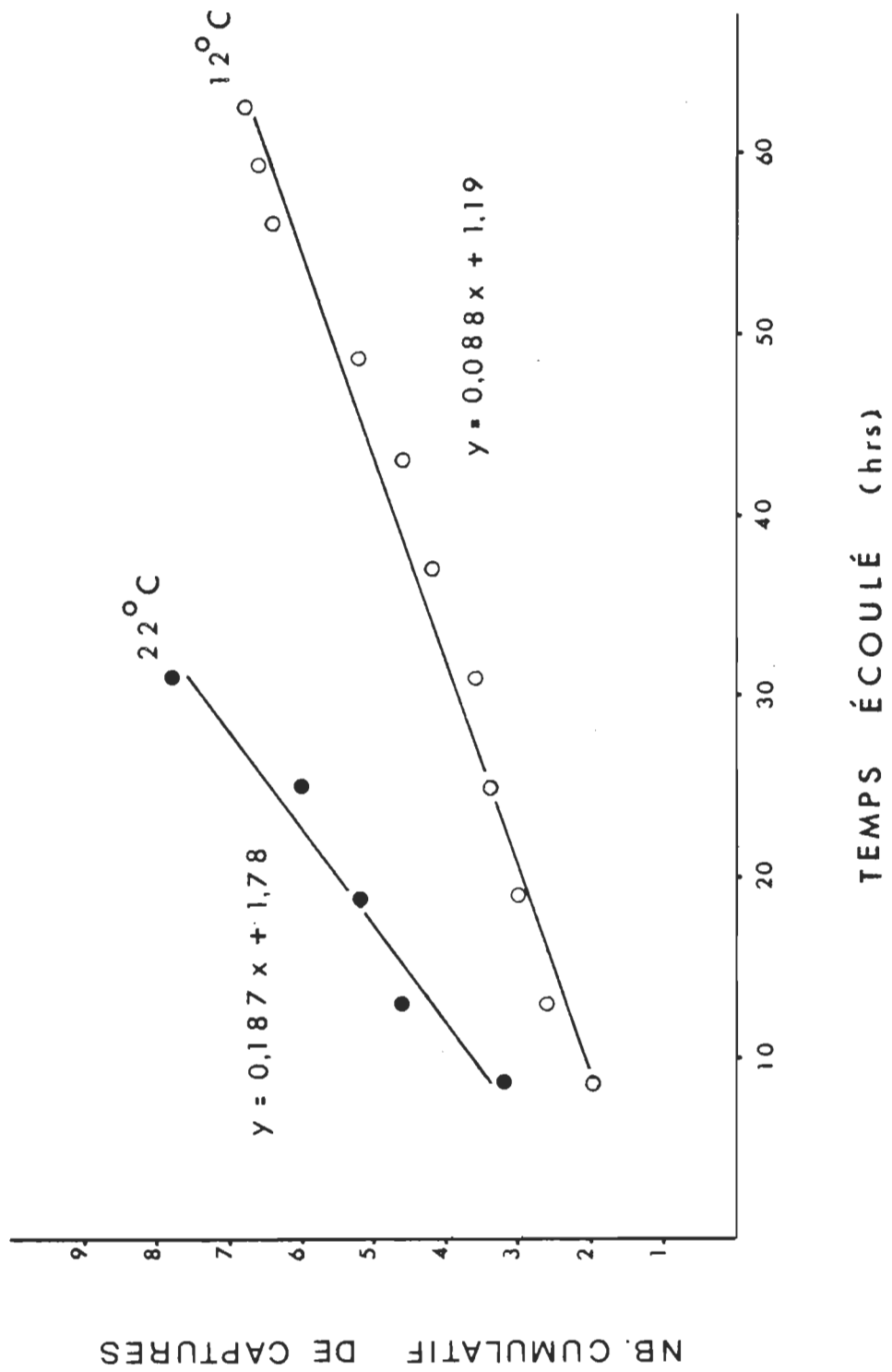
L'importance de la température sur le taux de capture du dytique peut être quantifiée par l'utilisation de la formule  $Q_{10}$  soit:

$$Q_{10} = \frac{V_2}{V_1}^{10 (t_2 - t_1)}$$

où  $V_1$  est le taux de capture après 24 heures à une température  $t_1$  (°C). Les données obtenues nous donnent un  $Q_{10}$  égale à 1,91. En 24 heures, les

Figure 1. Effet de la température sur le taux de capture de têtards par les larves de Dytiscus verticalis de stade II (en présence de lumière).





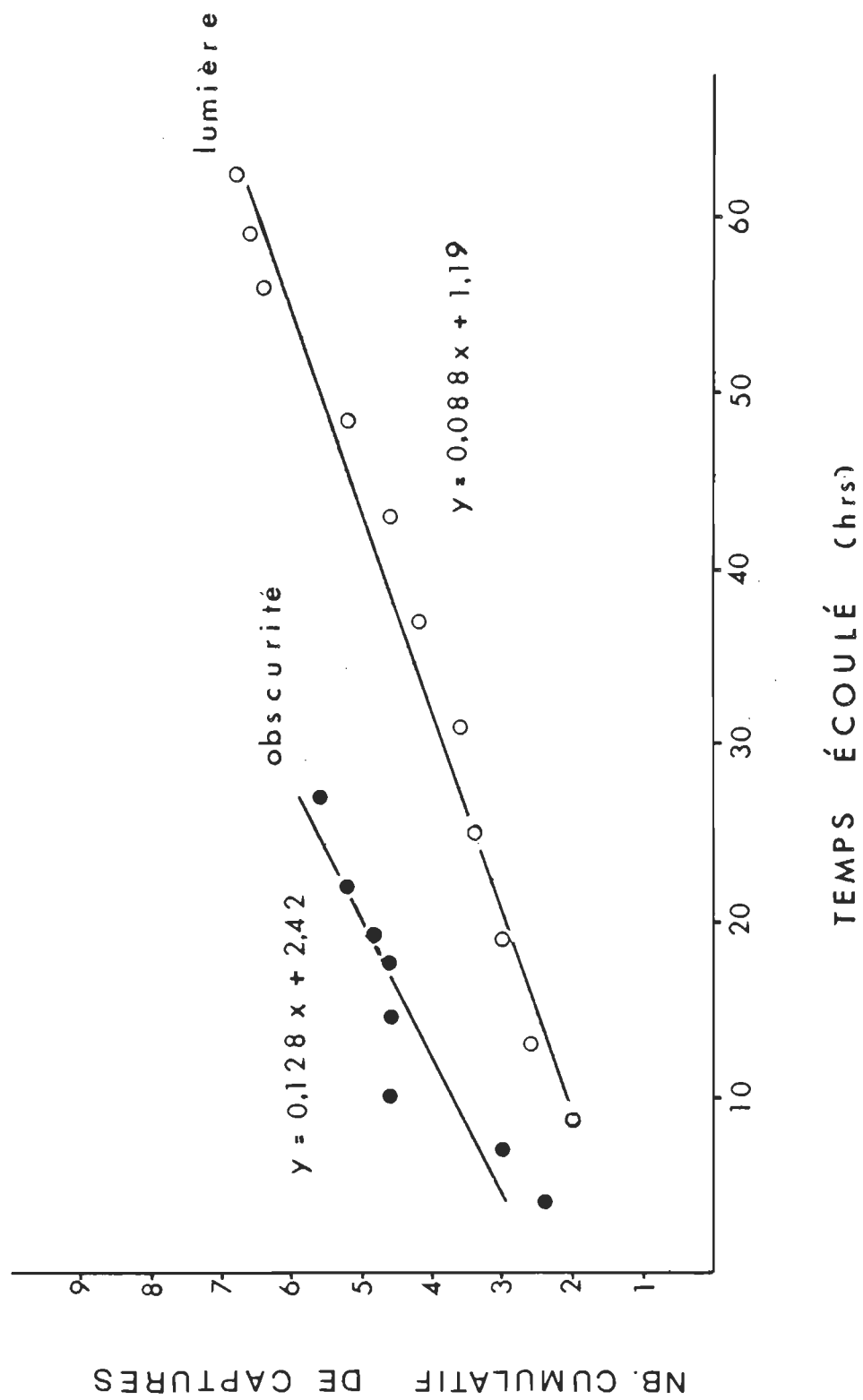
larves de stade I ont capturé à peu près deux fois plus de têtards à 22°C qu'à 12°C. En présence de lumière et à une densité initiale de 4,5 têtards/l, le nombre de têtards capturés passe de 3,3 têtards (12 °C) à 6,3 têtards (22 °C) dont le poids moyen est estimé à 233 mg. La température influence donc de façon significative le taux de capture des larves de D. verticalis et non leur sélectivité de prédation.

#### 4.3.2 Lumière

L'influence de la lumière sur le taux de capture est examinée à partir des résultats de prédation des larves de stade II soumises à une température de 12°C. Les nombres cumulatifs de têtards capturés en présence de lumière sont déjà inscrits au tableau A-1 (annexe A); ils sont comparés cette fois à ceux calculés pour cinq autres dytiques placés en condition d'obscurité (Tableau A-2, annexe A). La comparaison est portée graphiquement à la figure 2 où sont cumulés les nombres moyens de captures en fonction du temps.

La pente de la droite de régression obtenue à la lumière ( $y = 0,088x + 1,19$ ;  $r=0,91$ ) est inférieure à celle obtenue à l'obscurité ( $y = 0,128x + 2,42$ ;  $r=0,91$ ). La différence est hautement significative ( $t_{(2),.11} = 3,405$ ;  $p < 0,001$ ). C'est en fait l'absence de lumière qui amène une hausse du taux de capture. Les larves de stade II (à 12°C) ont capturé, en 24 heures, 1,5 fois plus de têtards en scotopériode qu'en photopériode. A une densité initiale de 4,5 têtards/l et une température

Figure 2. Effet de la lumière sur le taux de capture de têtards par les larves de Dytiscus verticalis de stade II (à 12 °C).

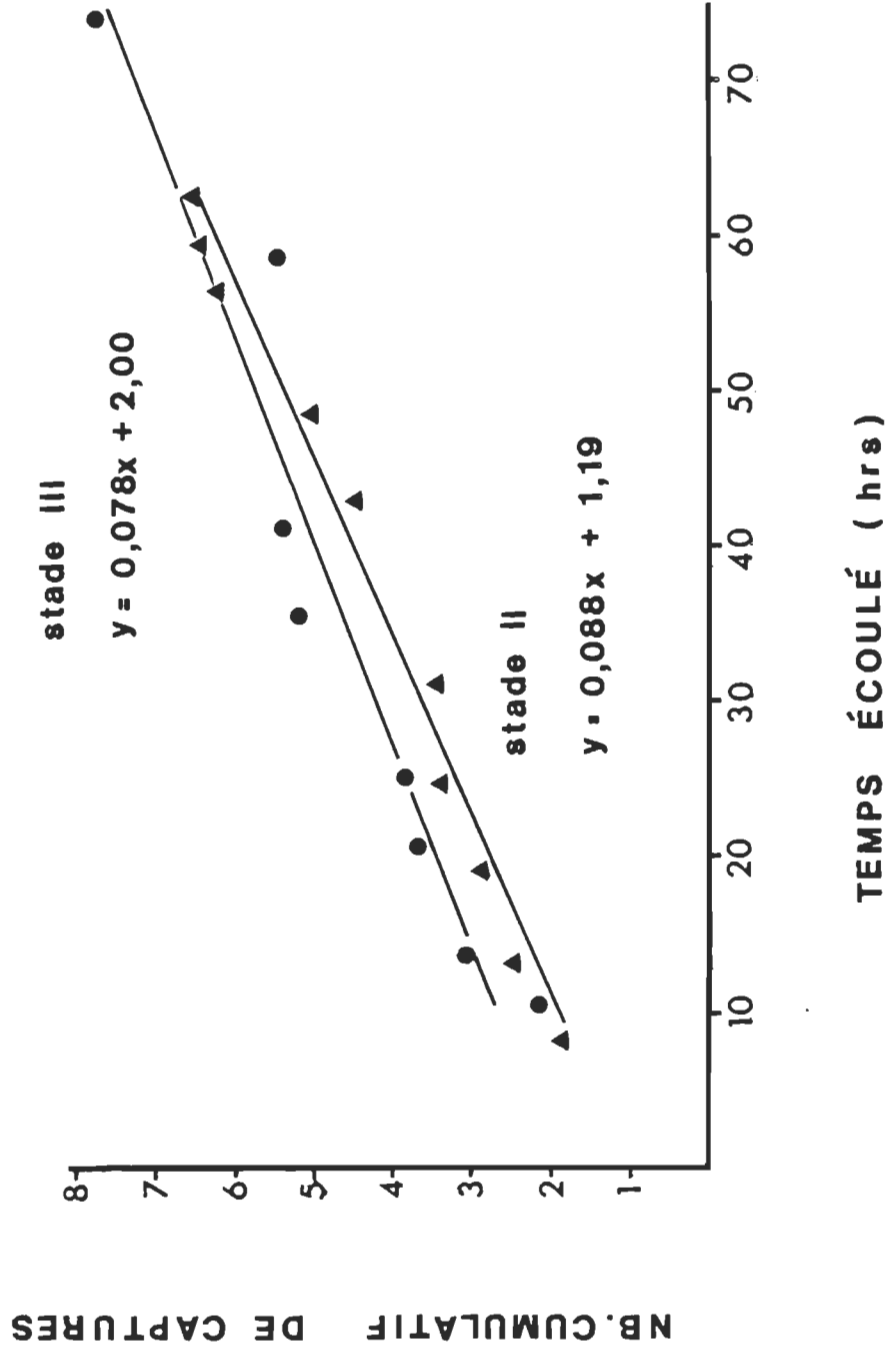


de 12°C, plus de 3,3 têtards à la lumière et 5,5 têtards à l'obscurité ont été capturés en 24 heures; le poids moyen des têtards est évalué à 240 mg. L'absence de lumière n'a pas d'effet sur la sélectivité de prédation (section 2.1.1), elle favorise cependant les taux de capture.

#### 4.3.3 Stade de développement du dytique

L'influence du stade de développement du dytique sur le taux de capture peut être démontrée en comparant la prédation des larves de stade II (Tableau A-1, annexe A) observée lors des tests à 12°C en présence de lumière à celle des larves de stade III (Tableau A-3, annexe A) observée dans les mêmes conditions. Les nombres moyens de têtards capturés par les cinq dytiques testés sont cumulés en fonction du temps écoulé et représentés à la figure 3. Les droites de régression obtenues répondent aux équations  $y = 0,088x + 1,19$  ( $r=0,98$ ) pour les larves de stade II et  $y = 0,078x + 2,00$  ( $r=0,95$ ) pour les larves de stade III. Un test de t pratiqué sur les pentes et les élévations n'indique pas de différence significative ( $p < 0,001$ ). Les larves de dytique capturent en 24 heures un même nombre de têtards (3 à 4 têtards). Cependant à partir des résultats de prédation sélective sur R. sylvatica, on constate une différence importante en terme de biomasse. Les larves de dytique de stade II (n:5) ont capturé après 60 heures d'expérimentation 10 petits têtards de 107 mg en moyenne, 23 moyens de 235 mg et 5 gros de 480 mg soit une biomasse de 30 mg/heure/dytique. Les larves plus âgées, pour leur part, ont sélectionné 16 petits têtards de 162 mg et 27 gros de 521 mg soit une biomasse de 48 mg/heure/dytique. Ainsi, sous les conditions

Figure 3. Taux de capture de têtards par les larves de Dytiscus  
verticalis de stade II et de stade III (en présence de lumière; T° =  
12°C)



expérimentales précitées (12°C, L), les larves de stade III (962  $\pm$  100 mg) ont capturé en moyenne 1,6 fois plus de matériel biologique que les larves de stade II (378  $\pm$  89 mg) . Les rapports de poids entre prédateurs et proies seront discutés ultérieurement.

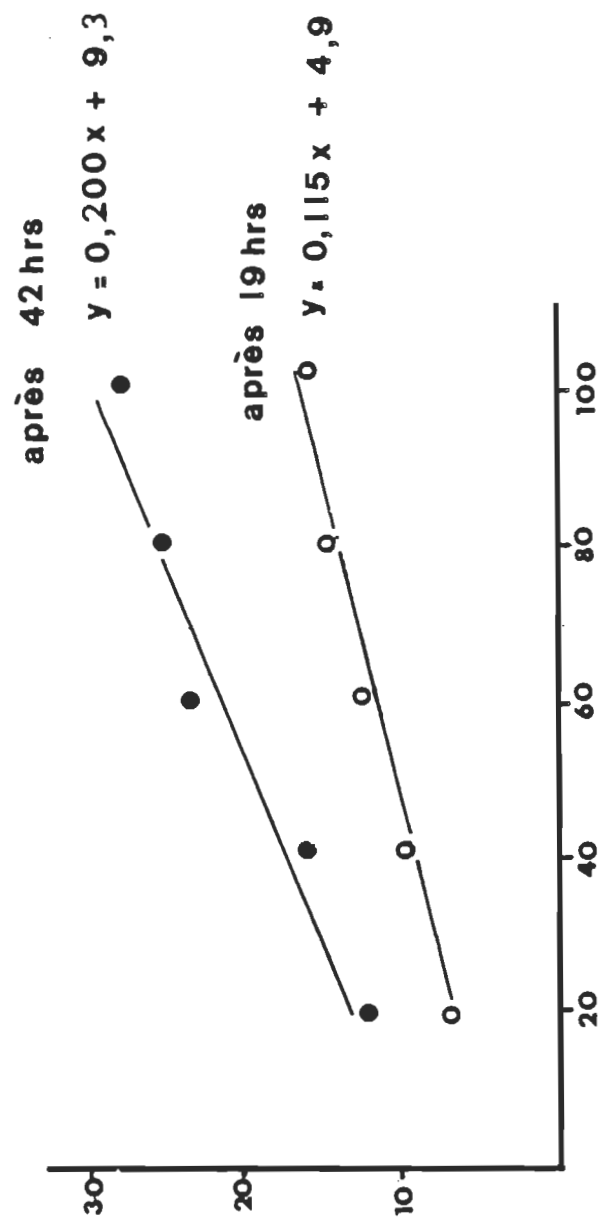
#### 4.3.4 Densité initiale de têtards

Le tableau A-4 (annexe A) présente le détail des captures effectuées par les larves de dytique de stade III en présence de différentes densités de têtards de *R. sylvatica*. La température moyenne se situait à 20 °C et la photopériode à 16:8. La capture moyenne pour chaque paire de dytiques est calculée après 19 heures et 42 heures, moments où des résultats ont été enregistrés pour l'ensemble des deux dytiques testés aux mêmes conditions. Pour une comparaison du taux de capture, le choix de telles courtes périodes dans le temps permet de diminuer le risque d'atteindre un degré de satiété chez le prédateur ou d'observer une baisse du taux de capture qui résulterait d'une diminution de la densité des têtards. La figure 4 illustre les droites de régression obtenues; ces droites répondent aux équations  $y = 0,115x + 4,9$  après 19 heures et  $y = 0,200x + 9,3$  après 42 heures où  $y$  est le nombre cumulatif de têtards capturés et  $x$  la densité initiale de têtards. On constate que le taux de capture augmente de façon linéaire avec la densité initiale de têtards (entre 20 et 100 têtards/15 l). En présence d'une densité initiale de têtards cinq fois plus grande (20 à



Figure 4. Réponse fonctionnelle des larves de Dytiscus verticalis de stade III face à différentes densités initiales de têtards de R. sylvatica après des périodes de 19 et 42 heures (T° moy.= 20°C; photopériode = 16/8).

NB. CUMULATIF DE CAPTURES

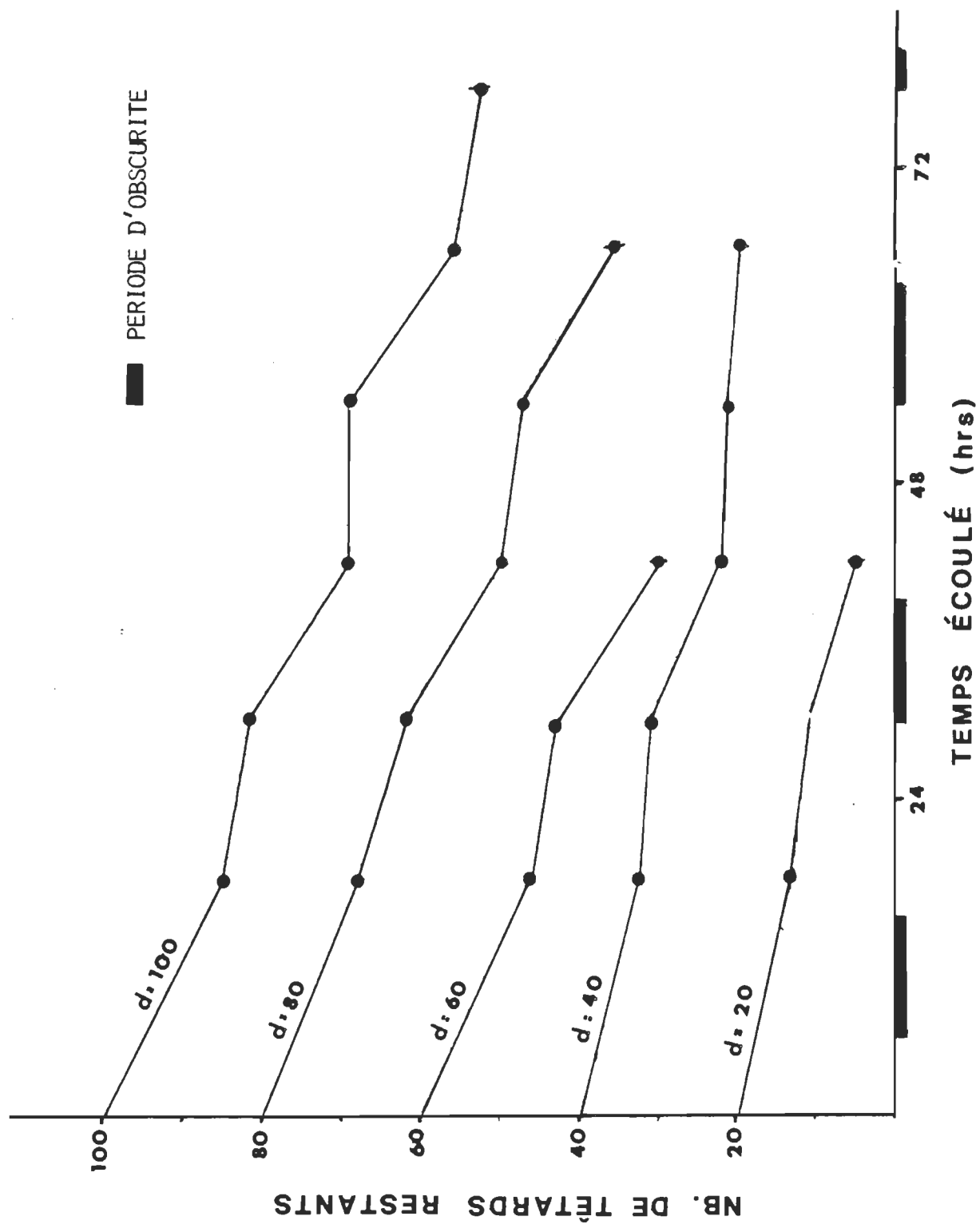


DENSITÉ INITIALE DE TÊTARDS

100 têtards/15 l), la larve de stade III double à peu près son taux de capture. L'absence de plateau ou de fléchissement des courbes ne permet pas de qualifier la réponse fonctionnelle du dytique. En terme de proportions de proies attaquées, on constate que la larve exerce une pression prédatrice beaucoup plus élevée sur une population à faible densité. Après 42 heures d'expérimentation, la larve de dytique a capturé en moyenne 62,5% de la population initiale de 20 têtards et seulement 28,0% lorsque cette population augmente initialement à 100 têtards.

Ces taux de capture ne sont pas constants au cours de la journée puisque, l'expérience a lieu en photopériode 16/8. Nous avons démontré précédemment que la photopériode modifie le taux de capture chez les larves de stade II. Les relevés de prédation des larves 6 à 10 effectués à des intervalles de temps plus courts, nous ont permis de constater à nouveau, mais cette fois chez des larves de stade III, l'effet marqué de l'absence de lumière sur l'augmentation du taux de capture (Fig. 5).

Figure 5. Réponse fonctionnelle des larves de Dytiscus verticalis de stade III face à différentes densités initiales de têtards de R. sylvatica



## CHAPITRE 5

### DISCUSSION

#### 5.1 Rapports de poids entre proies et prédateurs

Les larves de Dytiscus peuvent s'alimenter de têtards de tailles variables, grâce à leurs mandibules robustes et cannelées qu'elles insèrent dans la chair de leur proie pour y injecter une toxine et/ou un liquide, protéolytique qui stupéfie et tue la victime puis solubilise ses tissus. Occasionnellement, la larve prend une pause au cours de laquelle elle réajuste ses mandibules et injecte plus de solvant. Toutes les parties de la proie sauf peut-être la cuticule et les parties chitineuses peuvent être consommées. Cette digestion préorale apparaît chez la majorité des Dytiscidés (Blunck, 1916).

Malgré leurs mandibules redoutables qui rendent maintes proies vulnérables, les jeunes larves de D. verticalis (stade II) ont démontré une plus grande efficacité dans la capture des têtards expérimentaux dont le poids moyen se situait à 235 mg. Il semble que la combativité des têtards plus développés et leur taille relative par rapport à la dimension des pièces buccales du dytique de stade II (Lee, 1967; Young, 1967) réduisent leur vulnérabilité; les jeunes larves sont donc contraintes de s'alimenter de têtards de taille petite (107 mg) ou

moyenne (235 mg), préférant ces derniers. Ces poids moyens représentent respectivement 0,28 et 0,62 fois la masse corporelle du prédateur (378 mg) (Tableau 6). Au cours des expériences, certaines larves ont réussi à saisir les gros têtards dont le poids corporel est en moyenne 1,3 fois plus élevé que celui du dytique, mais ont eu peine à les maîtriser; nous avons été témoin de plusieurs cas de gros têtards parvenant à échapper à l'emprise du dytique.

Nos résultats rejoignent ceux de Brodie et Formanowicz (1983). Ces auteurs observent chez les larves de D. verticalis de 0,3 cc (300 mg) une préférence pour les têtards dont le volume équivaut à peu près celui du dytique; en présence de petits et de gros têtards, soit des individus dont le poids moyen représente 0,33 et 1,67 fois celui du prédateur, ces mêmes larves de dytique capturent de façon significative un plus grand nombre de petits têtards.

Les larves de stade III, plus corpulentes et munies de mandibules bien développées, ont la possibilité de maîtriser les têtards de R. sylvatica de toutes tailles. Elles préfèrent toutefois les gros têtards expérimentaux ( $P = -0,3228$ ) dont le poids moyen (521 mg) ne représente finalement qu'à peine la moitié de celui du dytique (962 mg) (Tableau 6). Brodie et Formanowicz (1983) notent chez les grosses larves de D. verticalis de 1,0 cc (1 000 mg) une préférence pour les têtards dont le volume représente de 0,5 à 1,0 fois le volume du dytique. Notre valeur de 0,54 se situe donc dans le bas de cette gamme de rapport. Point n'est besoin alors de faire intervenir une quelconque augmentation de

Tableau 6

Rapport de poids entre proies et prédateurs (g/g) au cours des expériences de prédation sélective selon la taille des têtards.  
(dév.=développement; t=têtards)

Stade dév.	Densité initiale (t/l)	Rapport de poids classes de tailles des têtards		
		petit	moyen	gros
II	4,5	107/378= 0,28	235/378= 0,62	480/378= 1,27
III	4,5	162/962= 0,17	-	521/962= 0,52
III	1,3 à 6,5	-	227/1198= 0,19	542/1198= 0,45



l'agressivité du dytique au cours de son développement (Balduf, 1935) pour expliquer les possibilités de capture des larves de stade III sur les plus gros têtards de R. sylvatica; le simple maintien des rapports de poids entre proies et prédateurs est suffisant. Au cours des expériences, les larves de dytique ont acquis considérablement de poids en passant du stade II (p.m. = 378 mg) au stade III (p.m. = 962 mg) soit des individus 2,5 fois plus développés à la fin des tests. Les gros têtards, pour leur part, ont eu peine à gagner du poids passant en moyenne de 480 mg à 521 mg. Ainsi, le prédateur domine de plus en plus sa proie en terme de poids. Afin de tester les capacités limites de préhension et de maîtrise des larves de stade III, il y aurait lieu d'utiliser des têtards d'espèces plus grosses comme ceux de la grenouille verte (R. clamitans) qui vit généralement dans les étangs permanents.

L'idée est généralement admise que le prédateur optimise son comportement de chasse. Peu sélectif en présence d'une faible densité de proies, il tend à capturer des proies préférentielles à mesure que la densité augmente. Nos résultats ne sont pas concluants à cet effet puisque les deux tailles de proies offertes à différentes densités étaient en deçà des préférences du dytique. Le poids corporel des gros têtards (542 mg) ne représente que 0,45 fois celui du dytique (1 198 mg). De plus, la préférence des larves de stade III pour les gros têtards n'atteint pas le seuil de 95% de probabilité. Une distribution spatiale des têtards en fonction de leur taille peut favoriser des rencontres plus fréquentes de petits têtards avec le dytique. Alford et

Crump (1982) notent en effet qu'en milieu naturel les gros têtards préfèrent les endroits riches en éléments nutritifs et en chassent activement ou passivement les plus petits individus.

## 5.2 Mécanismes d'antiprédation

Trois principaux facteurs peuvent affecter la vulnérabilité des différentes espèces d'anoures à la prédation des larves de Dytiscus verticalis soit la taille des têtards, leur mobilité et leur comestibilité.

Selon Balduf (1935), la sélection de nourriture chez la larve de dytique est gouvernée beaucoup plus par son habileté à saisir et à maîtriser que par tout goût spécial pour des types de proies définis. Le simple maintien d'un rapport de poids entre proies et prédateurs, pourrait expliquer en grande partie la sélection qu'exerce la larve de dytique sur certaines espèces de têtards. Dans nos expériences de prédation, les poids moyens des têtards offerts ne représentaient que 0,19 (Rana) , 0,09 (Hyla) et 0,11 (Bufo) fois la masse corporelle du prédateur lors des tests avec des larves de stade I et 0,19 (Rana), 0,01 (Hyla) et 0,10 (Bufo) fois celle du prédateur lors des tests avec les larves beaucoup plus développées (stade III). On constate que ces poids sont bien en deça de ceux préférés par le dytique, en supposant qu'un même rapport de poids existe entre les têtards sélectionnés et le prédateur (soit de 0,5 à 0,6) chez les larves de stade I. Les larves, autant de stade I que de stade III, ont donc été contraintes de

s'alimenter de têtards beaucoup plus petits qu'elles. Les têtards utilisés correspondent au matériel biologique présent dans les étangs au cours des expériences.

Malgré la faible taille des proies, la larve de dytique sélectionne les têtards de Rana et de Bufo, délaissant ceux de Hyla. Cette différence n'est probablement pas étrangère à la très petite taille de Hyla dans l'assemblage des proies disponibles surtout lors des expériences avec les larves de stade III (Tableau 7). Caldwell et al. (1980) notent que la faible taille des têtards de Hyla, sans compter leur comportement d'immobilité, leur répartition uniforme et leur capacité de fuir rapidement l'attaque d'un prédateur, les rend moins vulnérables à la prédation. Il est toutefois étonnant de constater que Bufo soit sélectionné en des proportions similaires à celles de Rana en dépit de son poids corporel deux fois moindre. En admettant à priori que la larve de dytique détecte principalement par mécanoréception la présence de proies (ce qui sera discuté ultérieurement), une augmentation de la mobilité des têtards favoriserait le taux de capture des individus. Ainsi, les têtards de Bufo, normalement en périphérie de l'étang, semblent être plus mobiles que Rana lorsqu'ils sont placés dans un aquarium sans effet de berge. Cette augmentation de mobilité compenserait leur faible taille.

Il est à noter que les têtards en pré-métamorphose nagent moins rapidement ce qui augmente leur vulnérabilité (Huey, 1980). Ils possèdent cependant des glandes granulaires cutanées qui sécrètent un

Tableau 7

Rapport de poids entre proies et prédateurs (g/g) au cours des expériences de prédation sélective selon l'espèce de têtards.  
(dév.=développement; t=têtards)

Stade dév.	Densité initiale (t/l)	Rapport de poids		
		<u>Rana</u>	<u>Hyla</u>	<u>Bufo</u>
I	4,5	17/92 = 0,19	8/92 = 0,09	10/92 = 0,11
III	4,5	254/1280= 0,19	18/1280= 0,01	122/1280= 0,10

produit toxique et ainsi les protègent des prédateurs. La présence de ces glandes a été observée chez les têtards de B. americanus (Formanowicz et Brodie, 1982) et de certains microhylidés (Garton, 1979). Wassersug (1973) suggère que ce mécanisme ne protège pas les têtards des prédateurs aquatiques qui sucent le fluide corporel. Contrairement à la larve de dytique du genre Cybister qui palpe sa future proie avant de l'attaquer, la larve de Dytiscus insère vigoureusement ses mandibules dans la victime surprise sans vérifier la comestibilité de la proie (Balduf, 1935). Selon Brodie et al. (1978), le têtard de B. americanus touché ou saisi s'immobilise; la larve de D. verticalis capture et relâche immédiatement le têtard frottant ses mandibules l'une contre l'autre. Ce comportement d'immobilité et la présence de toxine tégumentaire ont été développés par plusieurs salamandres comme mécanisme d'antiprédation (Brodie et Formanowicz, 1981).

Les têtards utilisés au cours des expériences n'ont cependant pas atteint le stade de la pré-métamorphose et sont ainsi comestibles quelle que soit l'espèce de têtards mise en présence.

### 5.3 Interprétations éco-physiologiques du succès de chasse

Nous avons démontré que la température (12°C-22°C) et la lumière (présence ou absence) n'altéraient pas de façon significative la sélection exercée par les larves de D. verticalis selon la taille et l'espèce des têtards. Nous avons supposé qu'une élévation de la

température pouvait affecter de façon différentielle la mobilité du dytique et des différents têtards et ainsi faire varier les proportions de têtards capturés entre 12 et 22°C. Ce phénomène semble être observé chez les larves de stade II qui capturent un plus grand nombre de gros têtards à 22°C qu'à 12°C mais cette différence n'atteint pas le seuil des 95% de probabilité. On peut donc retenir qu'une variation de température modifie de façon comparable la combativité et la mobilité des différents têtards et/ou des dytiques.

L'augmentation de 10°C (12°C à 22°C), dans nos expériences, a cependant eu pour effet de doubler le taux de capture des larves de dytique de stade II mises en présence de lumière (de 3 têtards/24 heures à 12°C à 6 têtards/24 heures à 22°C). Balduf (1935) trouve un effet multiplicateur identique chez les jeunes larves (stade I) de D. marginalis soumises également à une élévation de température de 12 à 22°C. L'effet semble être le même chez les larves de stade III mais le nombre restreint de relevés à 22°C ne nous a pas permis de quantifier exactement le phénomène. Cette plus grande consommation à température élevée doit correspondre à une demande énergétique accrue de la part du dytique. L'effet de la température sur le taux de capture des larves de dytique ( $Q_{10} = 1,91$ ) rejoint celui déterminé par Ramade (1984) ( $Q_{10} = 2,1$  à  $2,2$ ) pour plusieurs processus biologiques. James (1961) note qu'une élévation de température favorise une plus grande activité des dytiques. Cependant il existe une certaine température limite au-delà de laquelle la température s'avère néfaste pour la larve de dytique. Balduf (1935) observe chez les larves de D. marginalis une

perte rapide d'appétit à 27°C les larves cessant de s'alimenter à 32°C; la température létale se situe à 35°C. Ainsi le taux de capture mesuré à 22°C ne correspond pas au taux maximum qui peut être observé en milieu naturel. Les larves de dytique vivent dans des eaux pouvant atteindre au cours de la journée des températures beaucoup plus élevées.

En ce qui concerne la lumière, l'absence de différence significative entre la sélectivité de prédation observée à la lumière et celle observée à l'obscurité nous permet de discuter des modes de perception du dytique. Si l'on suppose qu'à la lumière un gros têtard est visuellement plus perceptible qu'un petit, la proportion de gros têtards consommés devrait être plus élevée en présence de lumière qu'à l'obscurité. Tel n'est pas le cas cependant, ce qui nous porte à conclure, à l'instar de Leech (1956) et de James (1961), que la vue ne correspond pas au mécanisme principal de perception des proies chez le dytique. Les auteurs ne s'entendent pas toutefois sur ce que serait ce mécanisme: stimulation tactile pour les uns (Lee, 1967), gradient chimique pour d'autres (Cloarec, 1972). Selon nos observations, le comportement de la larve de D. verticalis ressemblerait à celui de Chaoborus qui détecte par mécanoréception et sur courte distance les signaux hydrodynamiques générés par les mouvements de nage de la proie (Pastorok, 1980). En présence de lumière, D. verticalis chasse à l'affût saisissant les têtards qui passent à la portée de ses pinces. Blunck (1922) avait d'ailleurs fait des observations similaires sur la larve de D. marginalis qui capture régulièrement sa proie quand celle-ci se déplace près de ses pinces ou entre-elles. Ces observations viendraient

appuyer l'hypothèse d'une détection des proies par stimulation tactile chez la larve de dytique. Selon Blunck (1923), ce sont surtout les soies sur la marge frontale de la tête de Dytiscus qui sont utilisées comme mécanorécepteurs fonctionnels. Cela n'exclut pas d'autre part la possibilité de perception d'un gradient chimique, compte tenu de l'existence chez les insectes de poils sensoriels pourvus d'une étonnante capacité de discernement (Dethier, 1976). Cependant, la chémoperception serait peu utilisée en milieu aquatique selon Peckarsky (1982).

Admettant l'importance des fonctions mécanoréceptrices, il n'est pas surprenant d'obtenir une prédation sélective en fonction de la mobilité de la proie. Les têtards de Hyla peu mobiles sont difficilement détectables par le dytique. La larve de dytique délaisse ces petits têtards pour capturer ceux de Rana et de Bufo malgré la plus faible taille de ce dernier. Les têtards de Bufo déposés dans un aquarium sans effet de berge semblent plus mobiles et plus facilement détectables. Cette augmentation d'activité des têtards de Bufo compense leur faible taille.

L'idée est généralement admise que la demande énergétique d'un prédateur augmente au cours de son développement. Dans notre cas, la similitude observée des taux de capture des larves de stade II et de stade III provient de différences dans les rapports de poids des animaux en interaction. Les larves de stade II capturent plus efficacement les têtards de taille moyenne (235 mg), les gros spécimens (521 mg) étant



maîtrisés par les larves plus âgées. En présence de lumière, à une température de 12°C et face à une densité initiale de 4,5 têtards/l, la larve de stade III capture une biomasse de 2 023 mg comparativement à 776 mg au stade II. La larve de stade III, deux fois plus développée que celle de stade II, capture ainsi 2,6 fois plus de matériel biologique. Cette augmentation de la quantité de matériel ingéré résulte d'une demande énergétique accrue chez la larve plus développée. Elle capture donc proportionnellement plus de biomasse.

#### 5.4 Interprétations éco-éthologiques

Le comportement de chasse de la larve de dytique se veut peu élaboré mais souple, variant entre la chasse à l'affût et la chasse en maraude. Selon Formanowicz (1982), ce serait le taux de rencontre avec les proies qui déterminerait l'adoption de l'un ou l'autre des comportements de chasse: la chasse à l'affût observée en présence de lumière serait consécutive au taux élevé de rencontre entre les proies et le prédateur en raison des déplacements actifs des têtards. Si nous extrapolons l'hypothèse de Formanowicz (1982) pour des conditions d'obscurité, on peut dire que la baisse de mobilité des têtards la nuit forcerait chez le dytique l'adoption d'un comportement de chasse en maraude. Dans ces circonstances, les petits têtards comme les gros détecteraient probablement moins bien l'approche du prédateur malgré la présence de neuromastes le long de la ligne latérale du corps; le dytique attaquerait à l'aveuglette les têtards dont il détecte les vibrations. La sélection qui s'instaure alors en faveur d'une taille

donnée de têtards ne proviendrait que d'une habileté du dytique à transpercer de ses mandibules une proie et à la maîtriser. Le même raisonnement tient pour la sélectivité de prédation en présence de lumière compte tenu de la faible intervention de la perception visuelle du dytique.

Contrairement à différents insectes aquatiques prédateurs étudiés par Cooper (1983) tels Belostoma flumineum, Notonecta undulata, Anax junius et Buenoa confusa, la larve de D. verticalis augmente son taux de capture en absence de lumière. Ce phénomène pourrait résulter de deux composantes: d'une part, la vulnérabilité des têtards serait accrue en raison d'une capacité amoindrie à détecter visuellement la proximité du prédateur et d'autre part, le dytique adopterait un comportement de chasse en maraude qui compenserait les faibles déplacements des têtards. Ces aspects n'ont pas encore fait l'objet de quantification en laboratoire. Le comportement de chasse du dytique pourra être discuté plus à fond lors de l'analyse des résultats de prédation obtenus en milieu semi-naturel.

Nous avons démontré qu'une augmentation de la densité initiale de têtards n'altère pas la prédation sélective exercée par la larve de dytique. Contrairement aux observations de Formanowicz (1982), elle favorise le taux de capture chez les larves de stade III. Selon Formanowicz (1982), le taux de capture est identique quelle que soit la densité de têtards; une augmentation du nombre de têtards favorise le taux de rencontre entre les proies et le prédateur et incite le dytique

à délaisser un comportement de chasse active (à des densités de 0,28 à 0,56 têtards/l) pour adopter une chasse à l'affût (à des densités de 1,11 à 4,44 têtards/l). Cependant, ces résultats sont obtenus peu de temps après le début des expériences (2,5 heures). Nous n'avons pu cependant déterminer la biomasse réelle ingérée et la prédation optimale de la larve de D. verticalis. Kruse (1983) montre qu'à forte densité, les larves de D. verticalis consomment partiellement les têtards capturés. Aucune différence significative du taux de gaspillage est observée pour un écart de densité de 5 têtards/l. On peut donc supposer qu'au cours de nos expériences, une augmentation initiale de 80 têtards/15 l (= 5 têtards/l) a eu pour effet de doubler le taux de capture des larves de stade III.

DEUXIEME PARTIE:

MILIEU SEMI-NATUREL

## CHAPITRE 6

### MATERIEL ET METHODES

L'impact de la prédation de la larve de dytique (D. verticalis) sur la structure d'une communauté d'Anoures a été étudié en milieu semi-naturel.

#### 6.1 Milieu naturel

L'expérience a été réalisée dans une mare temporaire d'une sablière abandonnée adjacente à une forêt mixte et localisée dans la région de Trois-Rivières. Le substrat de cette région, caractérisée par ses placages morainiques, est constitué d'une mince couche d'argile sur une couche de sable colmaté maintenant la nappe phréatique en surface. La faiblesse du drainage favorise une stagnation des eaux lors de la fonte des neiges au printemps. L'eau accumulée dans les dépressions forme les mares. Cette eau assez claire permet de voir aisément un fond constitué de sable et de particules grossières. L'absence presque totale d'arbres et d'arbustes près des mares favorise une insolation importante qui progressivement entraîne une diminution du volume d'eau et un assèchement éventuel au milieu de l'été. Peu de végétation aquatique hormis quelques scirpes (Scirpus pedicellatus) et quenouilles (Typha latifolia) colonise ces mares. On note toutefois la présence de nombreux

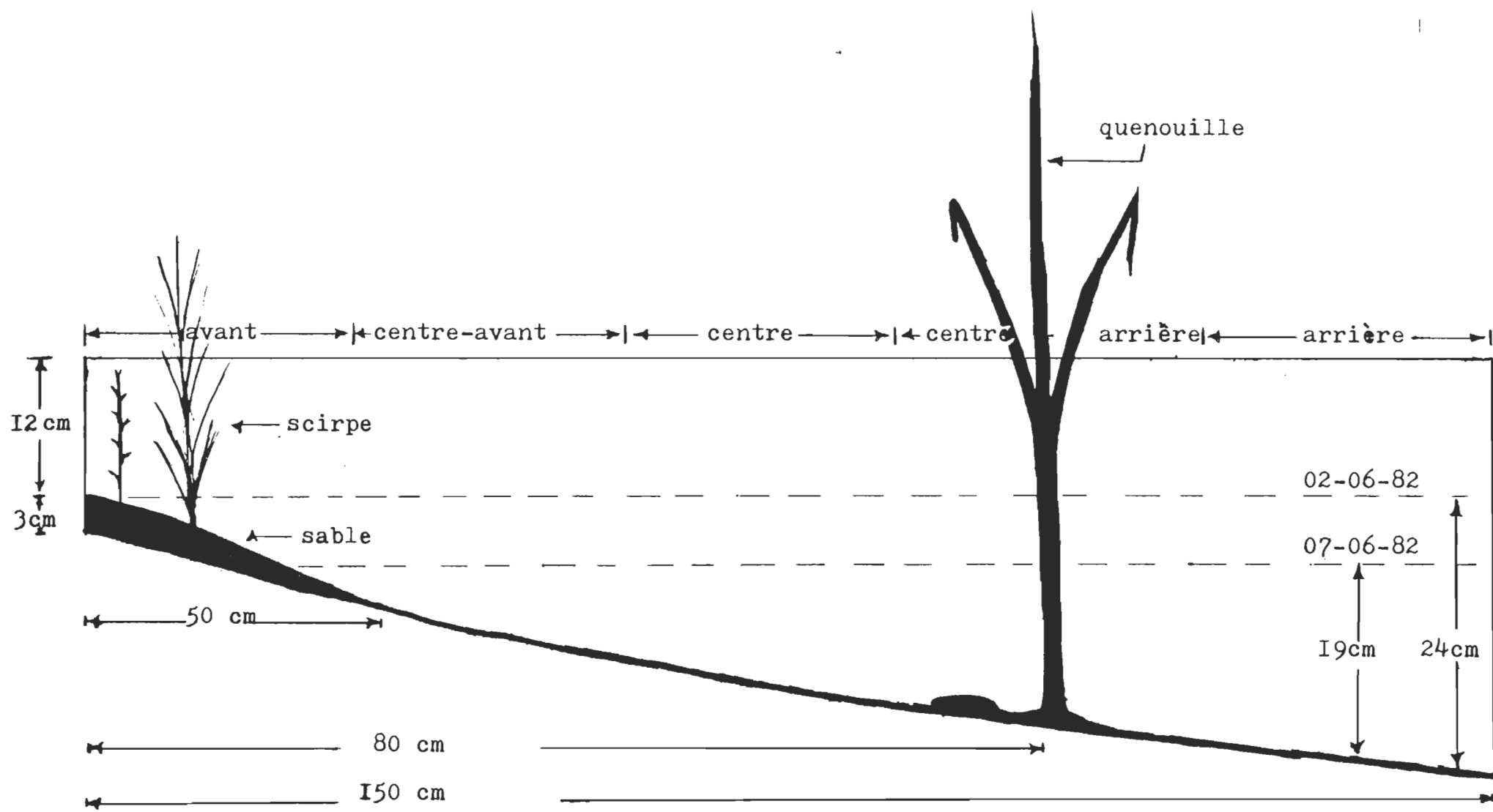
têtards et insectes prédateurs, dytiques et odonates surtout.

## 6.2 Expérience de prédation

Dix cages en moustiquaire solidifiées d'une charpente de bois sont déposées en périphérie de l'étang. Elles mesurent 150 cm de long par 50 cm de large; leur hauteur va de 15 cm à l'avant à 37 cm à l'arrière (Fig. 6). Chacune des cages est aménagée de façon à refléter dans la mesure du possible le milieu environnant. Un substrat sableux provenant de la mare recouvre le fond des cages et sert à créer un effet de berge à l'avant du bassin où sont implantés quelques scirpes. Une tige de quenouille est fixée dans la partie profonde, une pierre étant déposée à sa base. Une augmentation de la turbidité de l'eau lors des aménagements nous a contraint à retarder de quelques jours l'introduction des individus dans les bassins.

Dans huit des cages, nous déposons une larve de dytique de stade III en présence d'une communauté de têtards dont la structure initiale imite celle normalement rencontrée dans les autres mares du même milieu naturel. Deux autres cages servent de bassins témoins: l'une contient le même peuplement de têtards que dans les cages expérimentales, l'autre seulement les têtards de R. sylvatica et de H. crucifer. L'absence de B. americanus dans ce dernier cas permettra de déterminer si cette espèce influence la répartition et le développement des deux autres types d'anoures. Avant le début des expériences, têtards et dytiques subissent une période d'adaptation de 24 heures, les larves de dytique étant

Figure 6. Schéma des enclos utilisés au cours de l'expérience.





déposées dans des isoloirs en fibre de verre.

Après la mise en contact de la larve de dytique avec la communauté de têtards, des observations sur le comportement et la distribution générale des individus sont entreprises à 09h00 - 12h00 - 16h00 et 21h00 pour une période de sept jours. Un relevé de nuit (03h15) est effectué lors de la dernière journée en utilisant une lampe de poche. A chaque relevé, nous enregistrons le niveau d'eau dans chacun des bassins ( $\pm 0,5$  cm), les températures de l'eau et de l'air à l'aide d'un thermomètre à mercure portatif ( $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ ), les nombres approximatifs de têtards présents et leur répartition selon l'espèce. Les spécimens morts sont notés et retirés, s'il y a lieu. L'expérience prend fin lorsque la mortalité des têtards semble atteindre pour l'ensemble des huit bassins expérimentaux une moyenne de 50 %. Les individus restants sont fixés dans l'alcool pour une détermination ultérieure de leur poids (Balance Mettler 40) et de leur stade de développement (selon la clé de Gosner (1960) pour les têtards).

### 6.3 Phytoplancton

La productivité du milieu en phytoplancton est déterminée à partir d'échantillons d'eau d'un litre prélevés à l'aide d'une louche de métal. Les prélèvements sont effectués à quelques centimètres de profondeur à l'intérieur et juste à l'extérieur de chaque cage puis filtrés à travers un filet de 170 mailles/po ce qui permet l'extraction des cellules phytoplanctoniques présentes. Le filet à plancton est ensuite nettoyé

avec 130 ml d'eau distillée. Quatre gouttes de lugol sont ajoutées à l'échantillon comme fixatif.

En laboratoire, les échantillons sont conservés à l'obscurité dans des récipients en plastique hermétiques empêchant l'évaporation. Un volume de 50 ml est retiré pour une sédimentation selon la méthode de Lund et al. (1958). Cette méthode consiste à déposer quelques gouttes de l'échantillon autour de la cuvette d'une lame de microscope et à placer un cylindre gradué (50 ml) sans fond sur cette même lame. Ces quelques gouttes créent un joint entre la lame et le cylindre et permettent de remplir ce dernier avec l'échantillon préalablement bien mélangé. Une petite lame circulaire est déposée à l'extrémité supérieure du cylindre en évitant la formation de bulles d'air; cette lame rend le sous-échantillon hermétique et empêche le développement de bactéries. Au cours de la sédimentation, les cellules phytoplanctoniques présentes dans le sous-échantillon migrent progressivement vers le bas et se déposent dans la cuvette de la lame. Selon Vollenweider (1974), pour que toutes les cellules phytoplanctoniques présentes dans le sous-échantillon se retrouvent dans la cuvette de la lame, le cylindre ne doit pas être retiré avant dix heures de sédimentation et ce si l'échantillon a été prélevé dans un étang peu productif, comme c'est notre cas. Après le retrait du cylindre, une lamelle est déposée à la surface de la lame à cuvette prête à être examinée.

Les observations s'effectuent au microscope inversé à contraste de phase de marque Nikon. L'ajout d'un filtre bleu facilite la précision

des mesures à 400X. Un des oculaires est muni d'un carreau calibré correspondant au champ. En effectuant un transect d'un côté à l'autre de la cuvette de la lame, nous identifions à intervalles réguliers les différentes cellules phytoplanctoniques présentes dans le champ. Selon les recommandations de Lund et al. (1958), un nombre minimal de 100 cellules phytoplanctoniques doit être observé pour obtenir une marge d'erreur d'environ 25 % et un niveau de confiance de 95% de la densité de cellules présentes dans l'échantillon. Les cellules touchant le côté gauche et le haut du champ sont cependant délaissées. Nous déterminons également les dimensions de 100 cellules d'un même taxon prélevées à l'intérieur des bassins puis les dimensions de 100 autres cellules appartenant au même taxon mais prélevées à l'extérieur des bassins. Ces dimensions nous permettront d'établir le volume moyen de chaque taxon, une formule géométrique leur étant assignée selon leur forme respective (Tableau 8). La biomasse de chaque taxon sera calculée à partir du volume moyen et de la densité (nombre de cellules/l) des cellules phytoplanctoniques.

Tableau 8

Equations géométriques utilisées pour déterminer le volume des différentes cellules phytoplanctoniques observées (Contant, 1977).  
(V=volume; L=longueur; W=poids; H=hauteur)

Figure	Equation	Groupes taxonomiques
sphère	$V = 4/3 (\pi) (L/2)^3$	Dinophycées, Scenedesmacées
double cône	$V = 2 ((\pi/3) (L/2) (W/2)^2)$	Cryptophycées
cône	$V = (\pi/3) (L) (W/2)^2$	Bacillariophycées
ellipse	$V = 4/3 (\pi) (L/2) (W/2)^2$	Oocystacées, Cryptophycées Bacillariophycées centriques
ellipse tronquée	$V = W^2 L$	Bacillariophycées pennées
tétraèdre	$V = ((\sqrt{2}) (H^3)) / 12$	<u>Tétraedron</u>

## CHAPITRE 7

### RESULTATS

#### 7.1 Prédation sélective selon l'espèce de têtards

Les peuplements de têtards présentés aux larves de D. verticalis se composent chacun de 60 R. sylvatica, 20 H. crucifer et 80 B. americanus. Certaines contraintes telles que la disposition des cages et l'uniformité de la berge nous imposent le choix d'un plan d'eau colonisé par des têtards de Rana seulement comme étang expérimental. L'absence de B. americanus et de H. crucifer nous oblige à utiliser des têtards provenant d'une autre mare de la sablière, un nombre important d'individus étant introduits dans l'étang. Le poids moyen de chaque espèce de têtards est déterminé à partir de sous-échantillons prélevés dans les étangs avant l'expérience. Celui-ci est à peu près sept fois plus faible pour H. crucifer ( $15 \pm 3$  mg) que pour R. sylvatica ( $116 \pm 36$  mg) et B. americanus ( $99 \pm 36$  mg). Les stades de développement (Gosner, 1960) correspondants sont de 25, 26-33 et 27-36 respectivement. On aurait souhaité une plus grande similarité des poids mais le degré de développement des individus varie grandement selon l'espèce.

Le tableau 9 résume les résultats de prédation des larves de D. verticalis de stade III (poids moyen:  $1\ 280 \pm 144$  mg;  $n=8$ ). En trois

Tableau 9

Prédation sélective des larves de stade III de Dytiscus verticalis en milieu semi-naturel.  
(p.m.= poids moyen en mg; n= densité initiale)

No	Nombre de têtards tués (%) <sup>2</sup>			TOTAL n=160
	<u>Rana</u> (p.m.= 116) n=60	<u>Hyla</u> (p.m.= 15) n=20	<u>Bufo</u> (p.m.= 99) n=80	
bassin <sup>1</sup>				
1	22 (37)	18 (90)	42 (52)	82 (51)
2	33 (53)	18 (90)	44 (55)	95 (60)
3 (témoin)	0 ( 0)	20 (100)	40 (50)	60 (38)
4	22 (37)	16 (80)	33 (41)	71 (44)
5	35 (58)	17 (85)	26 (32)	78 (49)
6	22 (37)	15 (75)	30 (37)	67 (42)
7	39 (65)	13 (65)	53 (66)	105 (66)
8 (témoin)	1 ( 2)	16 (80)	- -	17 (21)
9	30 (50)	18 (90)	37 (46)	85 (53)
10	19 (32)	20 (100)	20 (25)	59 (37)
TOTAL (sauf témoins)	222 (46)	135 (84)	285 (45)	642 (50)

<sup>1</sup> La numérotation des bassins respecte l'ordre de disposition sur le terrain.

<sup>2</sup> Pourcentage de mortalité des têtards par rapport à leur densité initiale.

colonnes sont portés les nombres respectifs de Rana, de Hyla et de Bufo présumément consommés ou absents des bassins, après que la mortalité ait atteint en moyenne 50 % du peuplement pour l'ensemble des huit bassins expérimentaux. Les pourcentages de mortalité pour chaque espèce par rapport à leur abondance initiale sont inscrits entre parenthèses. La colonne à l'extrême droite indique la mortalité atteinte par chacun des dix peuplements.

Avec des densités initiales de 60 Rana et 80 Bufo par dytique, les huit larves de stade III capturent un plus grand nombre de Bufo (n=285) que de Rana (n=222). Cependant elles sélectionnent les têtards de Rana et de Bufo en des proportions identiques (46 % et 45 %) par rapport à leur abondance respective. Malgré leur petite taille et leur faible abondance, les têtards de Hyla subissent une mortalité (84 %) deux fois plus élevée que celle des autres espèces. Cette forte mortalité ne semble pas résulter d'une prédation exercée par les larves de D. verticalis puisqu'on observe une telle mortalité dans les bassins témoins #3 (100 %) et #8 (80 %). Des facteurs biotiques et/ou abiotiques peuvent agir et diminuer la survie des têtards de Hyla. Les résultats de productivité en phytoplancton du milieu nous permettront de déterminer l'importance de certains de ces facteurs.

Une mortalité importante (50 %) des têtards de Bufo est également notée dans le bassin témoin #3; elle pourrait être expliquée en grande partie par la présence de quelques petits dytiques adultes du genre Hydroporus vraisemblablement apparus dans ce bassin à la fin de

l'expérience. Des observations préliminaires réalisées en laboratoire dans des récipients en pyrex (500 ml) contenant 300 ml d'eau d'étang ont démontré que ces petits coléoptères consomment, au stade adulte, des petits têtards de B. americanus et de H. crucifer, délaissant presque complètement les petites R. sylvatica.

## 7.2 Comportement et distribution spatio-temporelle

Pour des fins d'analyse de distribution des têtards et des dytiques, les cages sont divisées arbitrairement en cinq parties égales: l'avant comprenant la berge, le centre-avant, le centre, le centre-arrière et finalement l'arrière en eau plus profonde. A partir d'observations directes effectuées sur le terrain, un indice d'abondance est attribué pour chaque espèce de têtards dans chacune des sections du bassin selon l'échelle suivante:

- 4: 76-100 % des individus présents,
- 3: 51- 75 % des individus présents,
- 2: 26- 50 % des individus présents,
- 1: 0- 25 % des individus présents.

Nous effectuons la sommation des indices d'abondance déterminés pour une espèce, à un moment donné au cours de la journée, dans une des sections du bassin, pour l'ensemble des huit bassins expérimentaux ou un des bassins témoins (avec ou sans présence de Bufo) et pour les sept journées qu'a duré l'expérience. Les valeurs obtenues sont transformées en pourcentage puis représentées sous forme de diagramme circulaire. Ces pourcentages nous permettent de suivre, au cours des différentes



périodes de la journée, la répartition moyenne des individus de chaque espèce.

Les résultats sont présentés séparément pour les trois espèces de têtards et pour les larves de dytique. Puisqu'un seul relevé est effectué la nuit, nous avons délaissé les données de distribution des têtards dans les deux bassins témoins, les valeurs étant non significatives.

#### 7.2.1 Rana sylvatica

Les pourcentages d'occupation des sections par les têtards de R. sylvatica au cours de la journée sont inscrits au tableau 10. En général, les têtards de R. sylvatica délaissent la section avant du bassin.

##### 7.2.1.1 Bassins expérimentaux

La comparaison des proportions obtenues à 09h00 - 12h00 - 16h00 - 21h00 et 03h15, tend à indiquer que le pourcentage d'occupation de chaque section diffère quelque peu ( $p < 0,01$ ) au cours de la journée. Le jour (09h00 à 16h00), on constate une certaine stabilité dans la fréquence d'utilisation des sections ( $\chi^2 = 4,67$ ). Les individus se déplacent en bande longeant le périmètre de l'enclos et se concentrent vers l'arrière (Fig. 7). Peu de temps après le coucher du soleil (21h00), les têtards se répartissent uniformément au fond du bassin

Tableau 10

Pourcentages d'occupation de chaque section du bassin par les têtards de *Rana sylvatica* à différents moments au cours de la journée.

(A=avant; CA=centre-avant; C=centre; CR=centre-arrière; R=arrière;

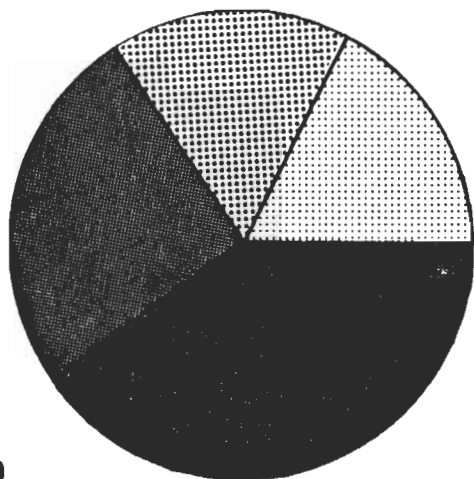
\*\*=p < 0,01)

Bassin(s)	Heure	Densité initiale (%)					$\chi^2$
		A	CA	C	CR	R	
-----							
expérimentaux:							
	09h00	0,0	17,0	15,5	25,5	42,0	
	12h00	1,0	12,8	13,2	26,2	46,8	
	16h00	0,0	20,0	15,8	23,5	40,7	
	21h00	0,0	24,8	22,2	22,5	30,5	
	03h15	0,0	32,5	27,5	22,5	17,5	
							27,94**
témoins:							
	09h00	0,0	5,0	10,0	30,0	55,0	
#3	12h00	0,0	2,5	5,0	32,5	60,0	
(avec	16h00	0,0	10,0	10,0	25,0	55,0	
<u>Bufo</u> )	21h00	0,0	15,0	17,5	27,5	40,0	
	03h15	-	-	-	-	-	
							24,23**
	09h00	0,0	25,0	17,5	17,5	40,0	
#8	12h00	0,0	15,0	15,0	25,0	45,0	
(sans	16h00	0,0	27,5	22,5	17,5	32,5	
<u>Bufo</u> )	21h00	0,0	15,0	22,5	22,5	40,0	
	03h15	-	-	-	-	-	
							12,60

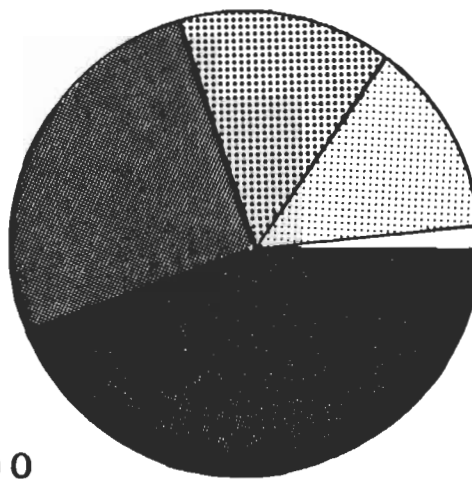
Figure 7. Répartition des têtards de Rana sylvatica dans les bassins  
expérimentaux à différents moments au cours de la journée.

# RANA SYLVATICA

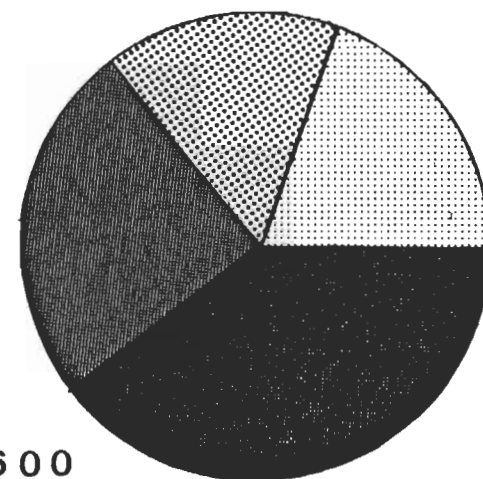
0900



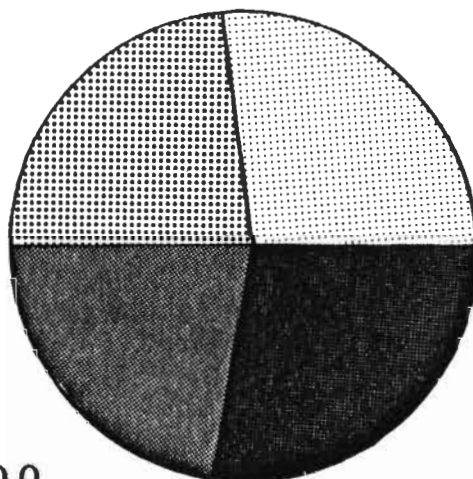
1200



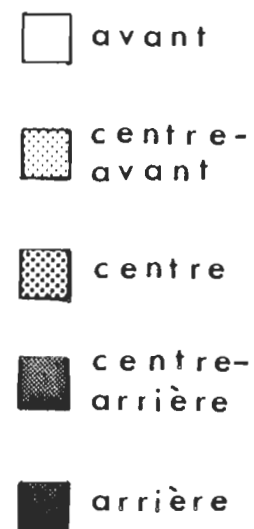
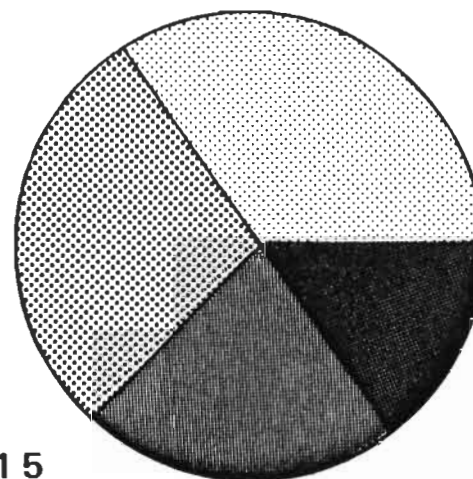
1600



2100



0315



diminuant leur activité à de très faibles déplacements. Au cours de la nuit (03h15), les têtards occupent en plus grand nombre le centre-avant et le centre du bassin. Selon des observations additionnelles non quantifiées, on note ainsi une variation importante dans la distribution horizontale et le degré d'activité des têtards au cours de la journée.

En comparant ce patron de distribution à celui observé dans les bassins témoins, nous tenterons de déterminer l'influence de la larve de dytique et celle des têtards de B. americanus sur la répartition de R. sylvatica.

#### 7.2.1.2 Bassin témoin avec B. americanus

En comparant les proportions obtenues à 09h00 - 12h00 - 16h00 et 21h00, on constate que la répartition des têtards de Rana dans le bassin témoin #3 (avec Bufo) diffère quelque peu ( $p < 0,01$ ) au cours de la journée. Le jour, en période de clarté, la distribution des têtards ne varie cependant pas de façon significative ( $X^2 = 8,29$ ).

La comparaison des résultats de distribution obtenus dans le bassin témoin #3 (avec Bufo) avec ceux obtenus dans les bassins expérimentaux (avec Bufo et la larve de dytique) nous permet de déterminer, à différents moments au cours de la journée, l'influence de la larve de dytique sur la distribution des têtards. Des différences dans les proportions obtenues sont notées à 09h00 et 12h00 mais elles n'atteignent que le seuil de 90% (09h00) et de 95% (12h00) de

signification (Tableau 11). Les têtards de R. sylvatica se concentrent en moins grand nombre à l'arrière du bassin. La présence de la larve de dytique en eau profonde, le jour, semble inciter les têtards à se déplacer vers le centre du bassin surtout vers 12h00, moment où les têtards sont très actifs. Nous n'avons pu établir l'influence du dytique sur la distribution des têtards au cours de la nuit.

#### 7.2.1.3 Bassin témoin sans B. americanus

En général, de 09h00 à 21h00, la proportion de têtards de R. sylvatica présents dans chaque section de bassin ne varie pas significativement ( $X^2 = 12,60$ ), les individus ayant tendance à se répartir plutôt vers l'arrière.

L'importance de la pression compétitive exercée par B. americanus sur la distribution de R. sylvatica est examinée en comparant les pourcentages d'occupation des différentes sections des deux bassins témoins (avec ou sans B. americanus) et ce, pour chaque période de la journée. Le jour (09h00- 16h00), les proportions obtenues dans les deux bassins diffèrent de façon significative ( $p < 0,001$ ). En l'absence de têtards de Bufo, les têtards de R. sylvatica se concentrent beaucoup moins à l'arrière. Dans le bassin #3, le regroupement des têtards de B. americanus près de la berge provoquerait le déplacement des têtards de R. sylvatica vers l'arrière. Le soir (21h00), aucune différence significative de distribution est notée.

Tableau 11

Matrice de comparaison à partir du chi-carré de la répartition des têtards dans les bassins expérimentaux et témoins et ce, à différents moments de la journée.

(\*\*\*=  $p < 0,001$ , \*\*=  $p < 0,01$ , \*=  $p < 0,05$ )

Bassin(s)	Chi-carré			
	09h00	12h00	16h00	21h00
<u>R. sylvatica:</u>				
expérimentaux/ témoin (avec <u>Bufo</u> )	9,82*	13,96**	6,82	4,76
témoin (sans <u>Bufo</u> )/témoin (avec <u>Bufo</u> )	21,02***	17,06***	20,06***	1,12
expérimentaux/ témoin (sans <u>Bufo</u> )	3,16	1,36	4,16	3,70
<u>B. americanus:</u>				
expérimentaux/ témoin	22,96***	1,14	9,12	1,72

### 7.2.2 Hyla crucifer

La faible densité initiale des têtards de H. crucifer et leur forte mortalité au cours de l'expérience, nous ont contraint à délaisser l'analyse de la distribution spatiale de cette espèce.

### 7.2.3 Bufo americanus

Les résultats de distribution des têtards de B. americanus sont regroupés au tableau 12. Contrairement à R. sylvatica, les têtards occupent en plus grand nombre les sections avant et centre-avant des bassins. La distribution des têtards de B. americanus varie tout au cours de la journée.

#### 7.2.3.1 Bassins expérimentaux

En comparant entre elles les proportions obtenues à 09h00-12h00-16h00 et 21h00, on constate qu'il existe, en général, une différence significative ( $p < 0,001$ ) dans le pourcentage d'occupation de chaque section par les têtards de B. americanus (Tableau 12). A 09h00, les têtards sont regroupés principalement à l'avant et au centre-avant du bassin (Fig. 8). Dès 12h00, ils sont plus mobiles et se dispersent quelque peu, certains individus se déplaçant le long de l'enclos du côté ensoleillé pour atteindre l'arrière du bassin. A 16h00, les têtards semblent retourner progressivement vers l'avant sans toutefois que la différence dans la répartition ne soit significative ( $X^2 = 4,66$ ). Dès



Tableau 12

Pourcentages d'occupation de chaque section du bassin par les têtards de Bufo americanus à différents moments au cours de la journée.

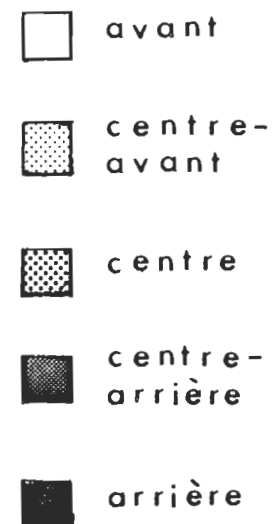
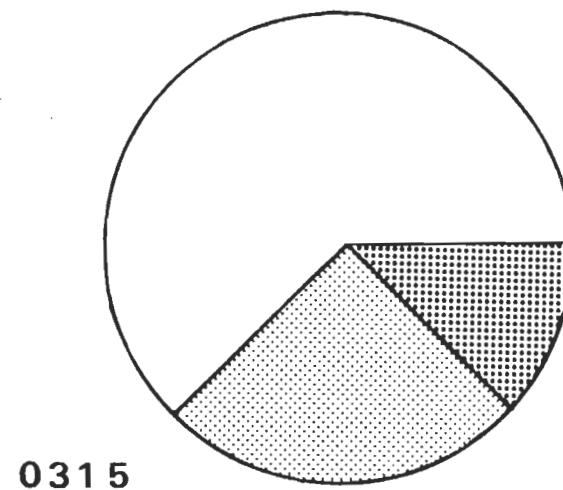
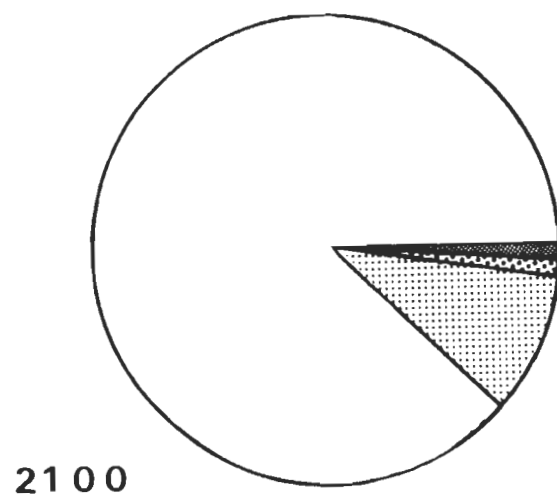
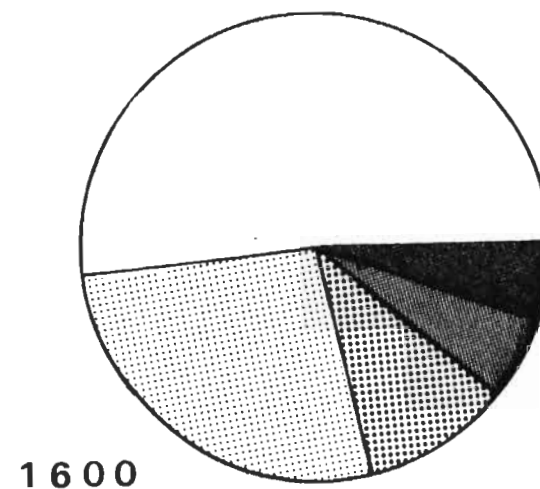
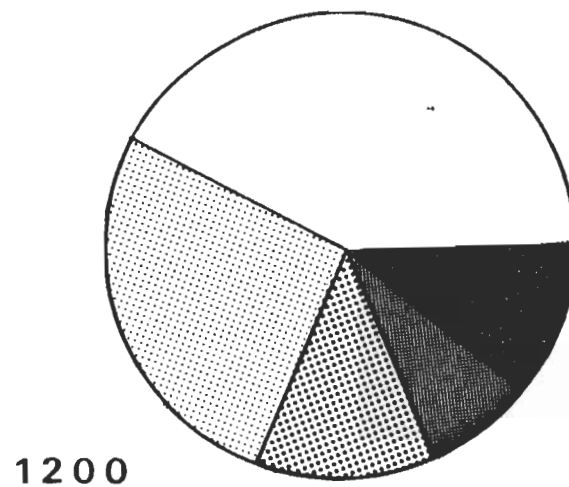
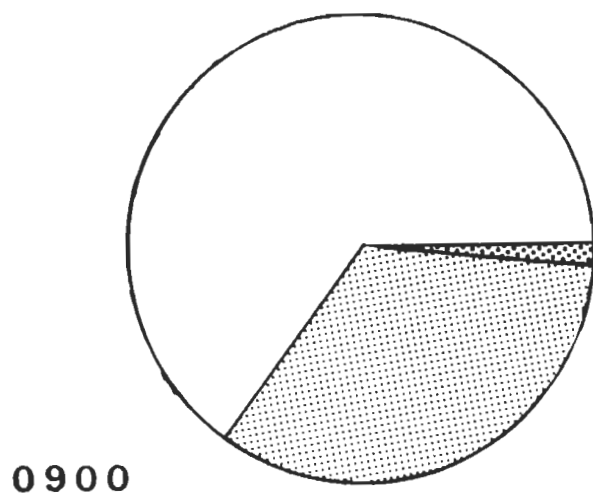
(A=avant; CA=centre-avant; C=centre; CR=centre-arrière; R=arrière;

\*\*\*=  $p < 0,001$ )

Bassin	Heure	Densité initiale (%)					$\chi^2$
		A	CA	C	CR	R	
-----							
expérimentaux:							
	09h00	61,7	36,7	1,6	0,0	0,0	
	12h00	40,5	26,7	12,5	7,5	12,8	
	16h00	50,6	27,8	10,8	5,5	5,3	
	21h00	87,8	11,1	0,5	0,6	0,0	
	03h15	58,4	22,2	11,1	8,3	0,0	
							182,12***
témoin:							
	09h00	30,0	70,0	0,0	0,0	0,0	
#3	12h00	35,0	27,5	12,5	7,5	17,5	
(avec	16h00	42,5	35,0	17,5	5,0	0,0	
<u>Rana</u> )	21h00	85,0	15,0	0,0	0,0	0,0	
	03h15	-	-	-	-	-	
							97,36***

Figure 8. Répartition des têtards de Bufo americanus dans les bassins expérimentaux à différents moments au cours de la journée.

# BUFO AMERICANUS



21h00, ils ont rejoint la berge et forment des agrégations. Au cours de la nuit (03h15), les têtards se dispersent quelque peu vers le centre occupant chaque section du bassin en des pourcentages semblables à ceux observés à 16h00 ( $\chi^2 = 7,04$ ), leur activité étant réduite à de petits déplacements au fond du bassin.

#### 7.2.3.2 Bassin témoin

Les résultats de distribution de B. americanus observés dans le bassin témoin #3 (avec présence de R. sylvatica) comparés à ceux observés dans les bassins expérimentaux (avec présence de R. sylvatica et de la larve de dytique) nous permettent d'analyser l'importance de la pression exercée par le dytique mais cette fois-ci sur les têtards de B. americanus. En général, le comportement et la répartition de B. americanus sont identiques dans le bassin témoin et dans les bassins expérimentaux (Tableau 12); la différence marquée notée à 09h00 ne concerne que les deux premières sections du bassin. Ainsi, la présence du dytique, le jour et le soir, n'affecte pas la distribution des têtards de Bufo.

La nuit, le seul relevé effectué à 3h15 dans le bassin témoin #3, tend à indiquer que les têtards de Bufo se sont déplacés au fond du bassin pour se concentrer en eau profonde.

#### 7.2.4 Dytiscus verticalis

Le pourcentage d'occupation de chaque section du bassin par la larve de dytique varie de façon significative ( $p < 0,001$ ) entre le jour (09h00 - 16h00), le soir (21h00) et la nuit (03h15) (Tableau 14). Le jour, la larve se retrouve principalement à l'arrière en eau profonde occupant quelque peu le centre-arrière et le centre du bassin (Tableau 13 et Fig. 9). Elle y demeure au moins de 09h00 à 16h00 ( $\chi^2 = 2,35$ ) chassant à l'affût les proies qu'elle rencontre. Après le coucher du soleil (21h00), la larve, plus mobile, adopte un comportement de chasse en maraude se déplaçant vers le centre du bassin. Selon des observations additionnelles non quantifiées, la larve rejoindrait le bord de l'étang vers 23h00. C'est également ce qui se produit à l'extérieur des enclos où plusieurs larves de dytique sont observées tout près de la périphérie de la mare. Au cours de la nuit (observation à 03h15), le dytique se situe principalement au centre-arrière, ce qui tendrait à démontrer que l'insecte retourne graduellement vers l'arrière de l'enclos, en eau plus profonde.

#### 7.3 Température et volume d'eau

Les différentes températures enregistrées au cours de l'expérience sont consignées au tableau 15. Le jour (09h00-16h00), une élévation de la température moyenne de l'air de 6°C (18°C à 24°C) favorise une hausse de la température moyenne de l'eau de 8°C (19°C à 27°C). De 16h00 à 21h00, l'eau enregistre une baisse de 6°C (27°C à 21°C) suite à une

Tableau 13

Pourcentages d'occupation de chaque section du bassin par les larves de Dytiscus verticalis de stade III à différents moments au cours de la journée.

(A=avant; CA=centre-avant; C=centre; CR=centre-arrière; R=arrière; \*\*\*=  $p < 0,001$ )

Heure	Densité initiale (%)					$\chi^2$
	A	CA	C	CR	R	
09h00	0,0	0,0	2,5	15,0	82,5	
12h00	0,0	0,0	2,5	22,5	75,0	
16h00	0,0	0,0	2,5	22,5	75,0	
21h00	10,0	15,0	32,5	25,0	17,5	
03h15	0,0	0,0	25,0	50,0	25,0	
						242,75***

Tableau 14

Matrice de comparaison à partir du chi-carré de la répartition des larves de Dytiscus verticalis de stade III à différents moments au cours de la journée.

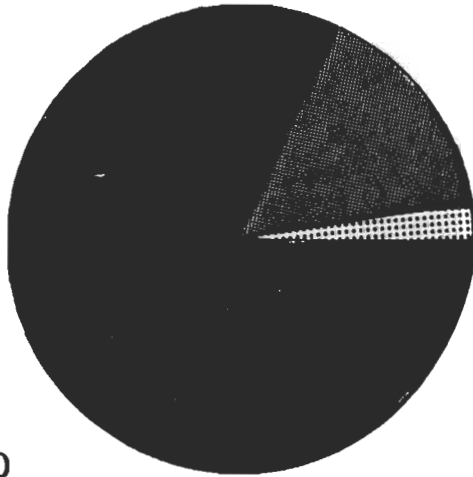
(\*\*\*=  $p < 0,001$ )

	09h00-16h00	Chi-carré 21h00	03h15
9h00-16h00	---	186,59***	103,37***
21h00	186,59***	---	35,64***
03h15	103,37***	35,64***	---

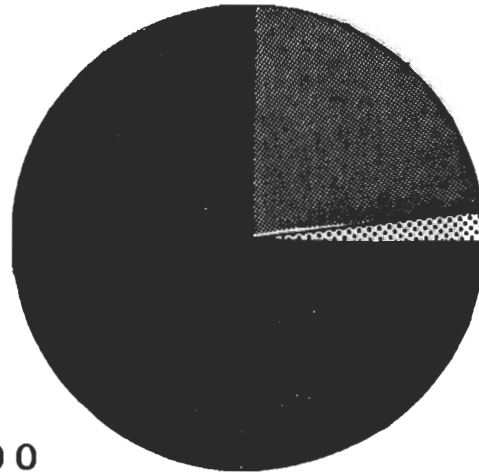
Figure 9. Répartition des larves de Dytiscus verticalis de stade III dans les bassins expérimentaux à différents moments au cours de la journée.

DYTISCUS      VERTICALIS

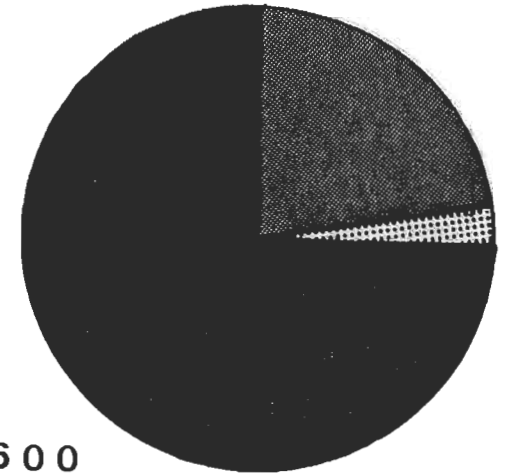
0900



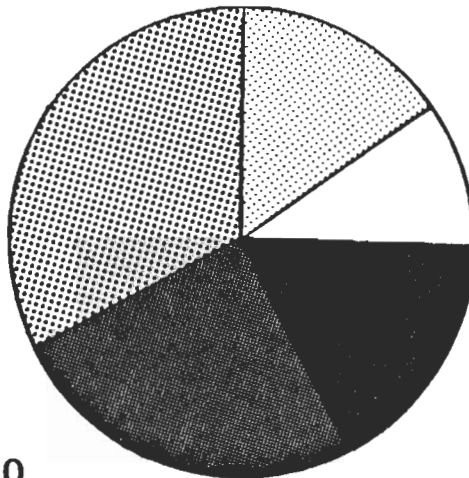
1200



1600



2100



0315

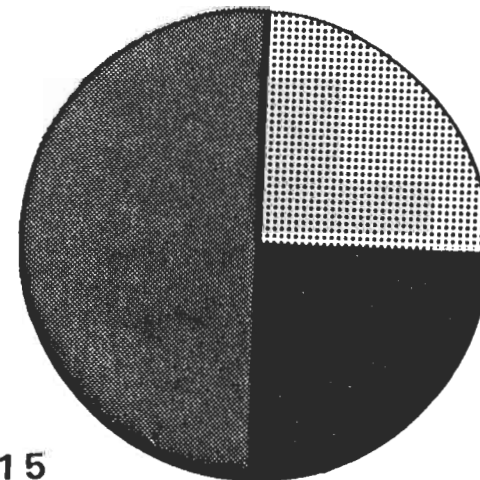




Tableau 15

Températures de l'eau et de l'air (entre parenthèses)  
enregistrées à chaque relevé.

Heure	Température (°C)						Moyenne
	Juin	03	04	05	06	07	
09h00		17 (14)	18 (18)	19 (22)	19 (18)	21 (21)	19 (18)
12h00		22 (15)	25 (20)	28 (23)	20 (21)	25 (24)	24 (21)
16h00		25 (20)	28 (23)	29 (26)	22 (22)	30 (30)	27 (24)
21h00		21 (08)	23 (14)	23 (16)	18 (14)	22 (14)	21 (13)
Max. + Min		21 (14)	23 (19)	24 (21)	20 (18)	26 (22)	
2							

diminution de 11°C (24°C à 13°C) de la température atmosphérique. La température moyenne de nuit n'a pu être déterminée puisqu'un seul relevé fut effectué. Une variation d'à peu près 5°C de la température de l'eau est observée au cours de la semaine. Les températures minimale et maximale enregistrées sont de 17°C et 30°C respectivement.

L'évaporation et l'absorption par le sol de l'eau amènent une diminution moyenne du volume d'eau dans les bassins de 0,04 m<sup>3</sup> au cours des sept jours. Initialement à 0,10 m<sup>3</sup>, le volume d'eau moyen baisse à 0,06 m<sup>3</sup>. En eau profonde, nous avons mesuré une variation du niveau d'eau de 5 cm sur une hauteur totale de 24 cm. De plus, à la fin de l'expérience, un tiers seulement de la section avant des bassins est disponible ce qui contraint les têtards à occuper la section adjacente (centre-avant). On peut donc observer à la fin de l'expérience des différences dans le pourcentage d'occupation des deux premières sections. Puisque la distribution des têtards est déterminée en effectuant une moyenne sur l'ensemble des sept journées expérimentales, l'impact d'une diminution du volume d'eau sur la répartition des individus au niveau des sections avant et centre-avant des bassins est atténué.

#### 7.4 Phytoplancton

Les cellules phytoplanctoniques observées appartiennent pour la plupart à deux grands groupes: les Chlorophytes (algues vertes) et les Chromophytes (algues brunes). Parmi les Chlorophytes, nous identifions

des Oocystacées (telles Oocystis, Tetraedron entre autres), des Scenedesmacées et des Desmédiacées (telle Closterium) tandis que chez les Chromophytes ce sont surtout des Dinophycées, des Cryptophycées et des Bacillariophycées.

Les volumes moyens de 100 cellules appartenant à un même taxon et échantillonnées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins sont inscrits au tableau 16. En comparant la composition en phytoplancton à l'intérieur et à l'extérieur des bassins, on constate que les plus gros spécimens, tels les Desmédiacés de type Closterium, sont observés dans les deux milieux; de plus, ils sont de taille à peu près identique. Ainsi les faibles dimensions des cellules phytoplanctoniques par rapport à la grosseur des mailles du moustiquaire employé dans la fabrication des bassins, nous amènent à supposer que la différence de volume entre l'intérieur et l'extérieur des bassins pour un même taxon n'origine pas d'un tamisage créé par le moustiquaire mais plutôt de l'imprécision des mesures. Nous pouvons ainsi déterminer un volume moyen pour chaque taxon quelque soit leur origine (int. ou ext. des bassins).

La densité de cellules pour chaque taxon est estimée à l'intérieur puis à l'extérieur de chaque bassin (Tableau A-5, annexe A). Cette densité multipliée par le volume moyen des cellules détermine le biovolume des différents groupes d'algues dans chaque bassin (Tableau A-6, annexe A). La densité et le biovolume moyens pour l'ensemble des bassins sont calculés et portés aux tableaux 5 et 6 (annexe A) et graphiquement à la figure 10.

Tableau 16

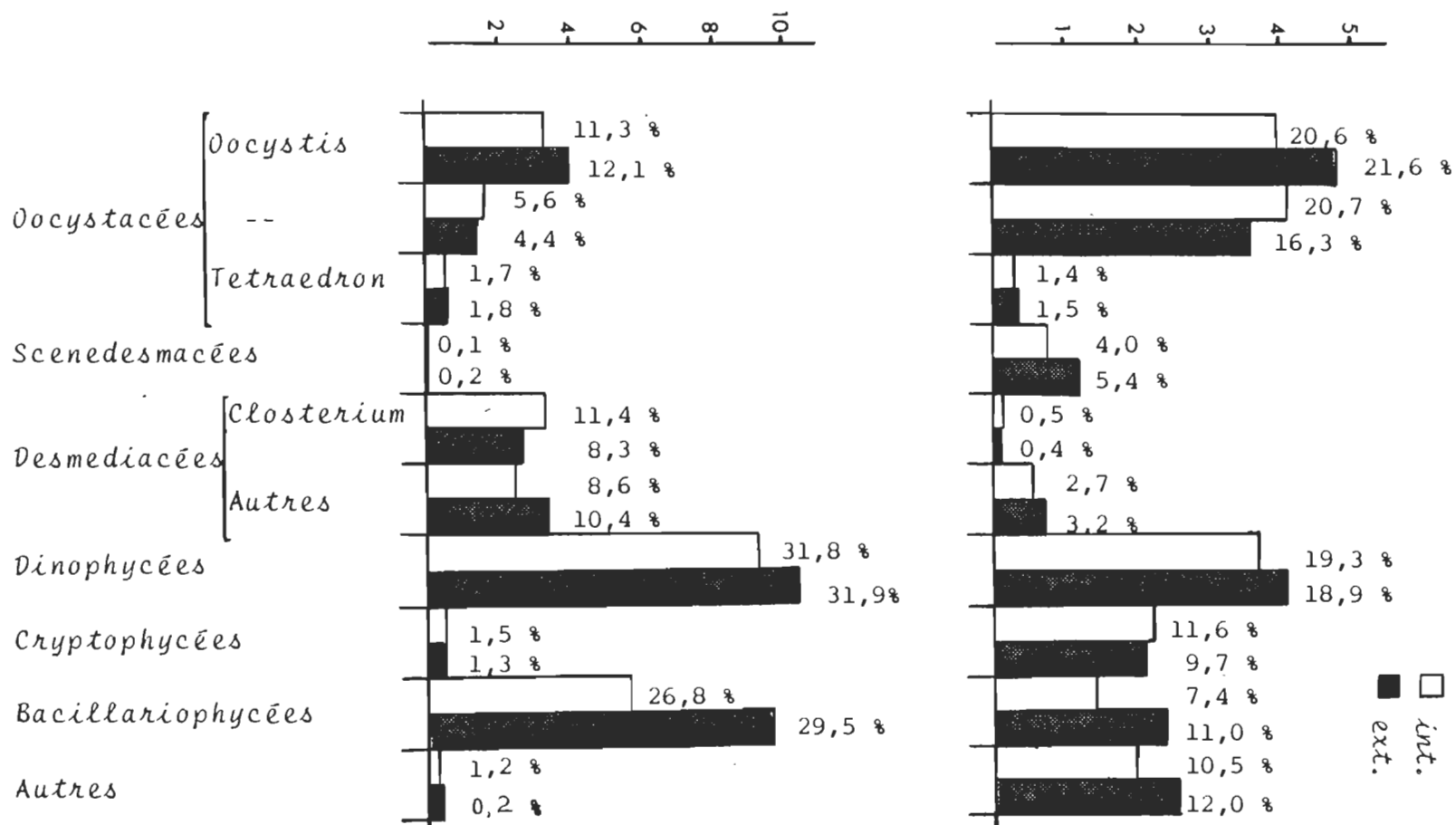
Volumes moyens des différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins.

Type de cellule	Volumes ( $\mu\text{m}^3$ )		
	intérieur	extérieur	Moyen
Chlorophytes:			
Oocystacées			
<u>Oocystis spp</u>	802,918	870,155	836,537
<u>Tetraedron spp</u>	1 654,656	1 889,252	1 771,195
inconnu	400,000	400,000	400,000
Scenedesmacées	38,182	57,430	47,806
Desmediacées			
<u>Closterium spp</u>	30 099,785	35 815,658	32 957,721
autres	4 849,830	4 807,081	4 828,456
Chromophytes:			
Dinophycées	1 917,327	3 113,944	2 515,636
Cryptophycées	189,701	219,300	204,501
Bacillariophycées	3 547,568	4 472,013	4 009,791
Autres	21,880	16,488	19,184

Figure 10. Densités et biovolumes moyens calculés pour les différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins expérimentaux.

BIOVOLUME ( $\mu\text{m}^3/\ell$ ).  $10^7$

DENSITE (Nb.  $\varphi/\ell$ ).  $10^4$



Au grand total, le biovolume moyen en phytoplancton diffère quelque peu ( $t_{0,05}(2), 16 = 2,245$ ) entre l'intérieur ( $29,3303 \times 10^7 \mu\text{m}^3$ ) et l'extérieur ( $33,0633 \times 10^7 \mu\text{m}^3$ ) des bassins.

L'analyse montre l'importance en terme de biovolume des Chromophytes telles les Dinophycées et les Bacillariophycées; ils représentent chacun près de 30 % du biovolume total autant à l'intérieur qu'à l'extérieur des bassins. Bien que nombreuses, les petites Cryptophycées occupent un biovolume total beaucoup moins élevé que les autres Chromophytes observées (1,5 % à l'intérieur et 1,4 % à l'extérieur). Chez les Chlorophytes, certaines espèces se sont révélées assez abondantes telles Oocystis (environ 21 %). De taille moyenne, le biovolume total des Oocystis n'atteint cependant que 11,3 % à l'intérieur et 12,1 % à l'extérieur des bassins. Il en est de même pour l'inconnu appartenant également aux Oocystacées. La présence de quelques Desmediacées de volume considérable telle Closterium contribue largement au biovolume total déterminé. La faible densité des petites Scenedesmacées influence peu le biovolume (0,1 % à 0,2 %). Malgré la densité non négligable des autres types de cellules observées (Chroococcus sp., algues bleues, etc...), ces dernières ne constituent qu'un biovolume total très faible (1,2 % à l'intérieur; 0,2 % à l'extérieur). On note donc l'importance des Dinophycées et des Bacillariophycées en terme de biovolume dans l'étang.

Puisque les biovolumes à l'intérieur et à l'extérieur des enclos ne

diffèrent pas significativement, on peut admettre que les milieux expérimentaux et naturel sont relativement similaires, les résultats de mortalité dans les enclos étant représentatifs des phénomènes qui peuvent être observés dans l'étang.

#### 7.5 Prédation sélective selon la taille des têtards pour une même espèce

Après avoir examiné d'une part, la sélectivité de prédation exercée par la larve de dytique sur les têtards de R. sylvatica et B. americanus qui est fonction de la distribution spatio-temporelle des individus et, d'autre part, la similarité des milieux expérimentaux et naturel, nous tenterons de déterminer l'impact de la prédation du dytique sur la structure des populations de R. sylvatica et B. americanus.

La faible densité de têtards de H. crucifer nous empêche d'effectuer une telle analyse pour cette espèce.

L'analyse s'effectue en comparant la distribution des tailles et des stades de développement des têtards d'une même espèce au début de l'expérience (dans l'étang) et à la fin de l'expérience (dans l'étang et les différents bassins). Pour faciliter l'analyse, les individus sont regroupés en classes de tailles:

classe 1 =	0- 39 mg	classe 6 =	200-239 mg
2 =	40- 79 mg	7 =	240-279 mg
3 =	80-119 mg	8 =	280-319 mg



4 = 120-159 mg

9 = 320-359 mg

5 = 160-199 mg

10 = 360-399 mg

Chaque chiffre inscrit aux tableaux A-7, A-8, A-9 et A-10 (annexe A) représente le nombre de têtards de Rana ou de Bufo, appartenant à une classe de tailles ou à un stade de développement donné, présents dans l'étang au début ou à la fin de l'expérience ou dans un des bassins témoins à la fin de l'expérience. Considérant que les bassins expérimentaux correspondent à des replications, la sommation est effectuée pour l'ensemble des huit bassins. Les valeurs obtenues sont transformées en pourcentage par rapport au nombre total d'individus échantillonnés dans l'étang ou présents dans le ou les bassin(s), puis représentées sous forme d'histogramme de fréquence. La classe de taille et le stade de développement moyens sont calculés et transposés au tableau 17.

#### 7.5.1 Rana sylvatica

En général, les classes de tailles des têtards de R. sylvatica se distribuent normalement. Il en est autrement pour les stades de développement.

Le poids moyen des têtards de R. sylvatica déposés dans chaque bassin est déterminé à partir d'un échantillonnage d'individus effectué dans l'étang avant l'expérience; il est estimé à  $116 \pm 37$  mg (Tableau 17). Les individus appartiennent en moyenne à la classe 3 (Fig. 11A). Au

Tableau 17

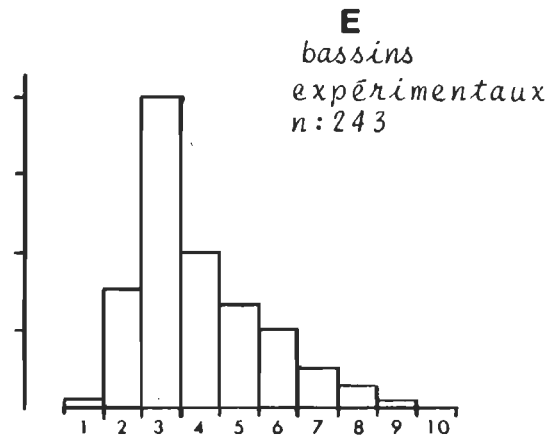
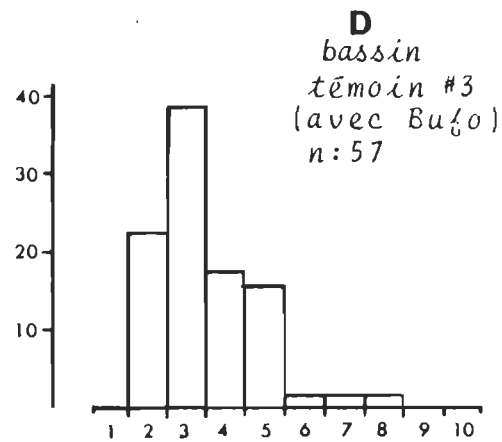
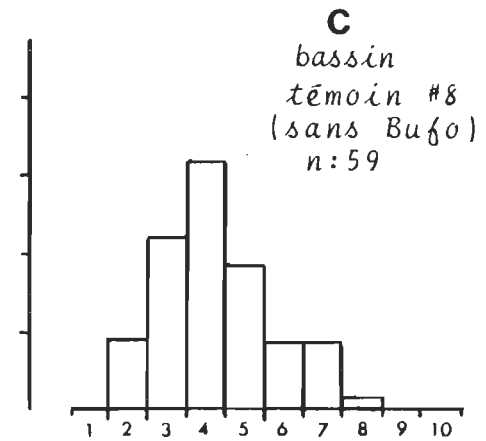
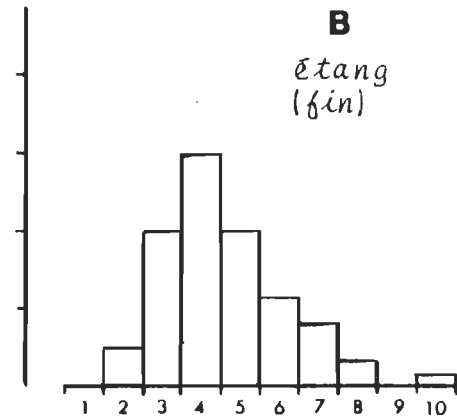
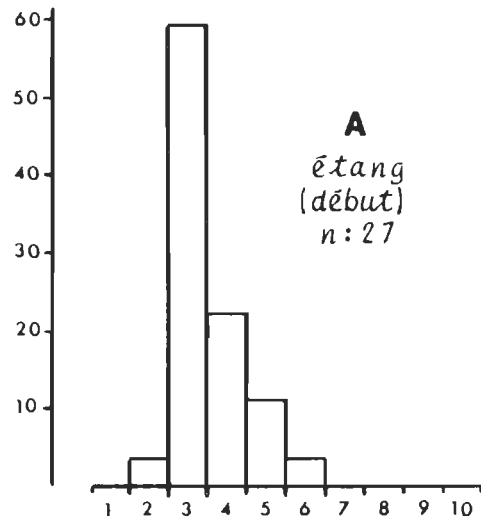
Poids et stades de développement moyens des têtards de R. sylvatica et de B. americanus.

Provenance des spécimens	Poids (mg)	Stades de développement
<u>R. sylvatica</u>		
A-étang (début)	116 ±36	28,70 ±1,56
B-étang (fin)	164 ±65	28,62 ±2,16
C-bassin témoin #8 (s. <u>Bufo</u> )	150 ±56	28,59 ±1,86
D-bassin témoin #3 (a. <u>Bufo</u> )	117 ±47	28,04 ±2,17
E-bassins expérimentaux	144 ±69	28,46 ±2,33
<u>B. americanus</u>		
A-étang (début)	99 ±36	31,93 ±4,73
B-étang (fin)	63 ±25	32,19 ±1,99
C-bassin témoin #3 (a. <u>Bufo</u> )	72 ±17	33,45 ±1,80
D-bassins expérimentaux	71 ±25	32,36 ±2,18

Figure 11. Distribution des nombres de têtards de Rana sylvatica par classe de tailles dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux.

# RANA SYLVATICA

NB. D'INDIVIDUS (%)



CLASSE DE TAILLE

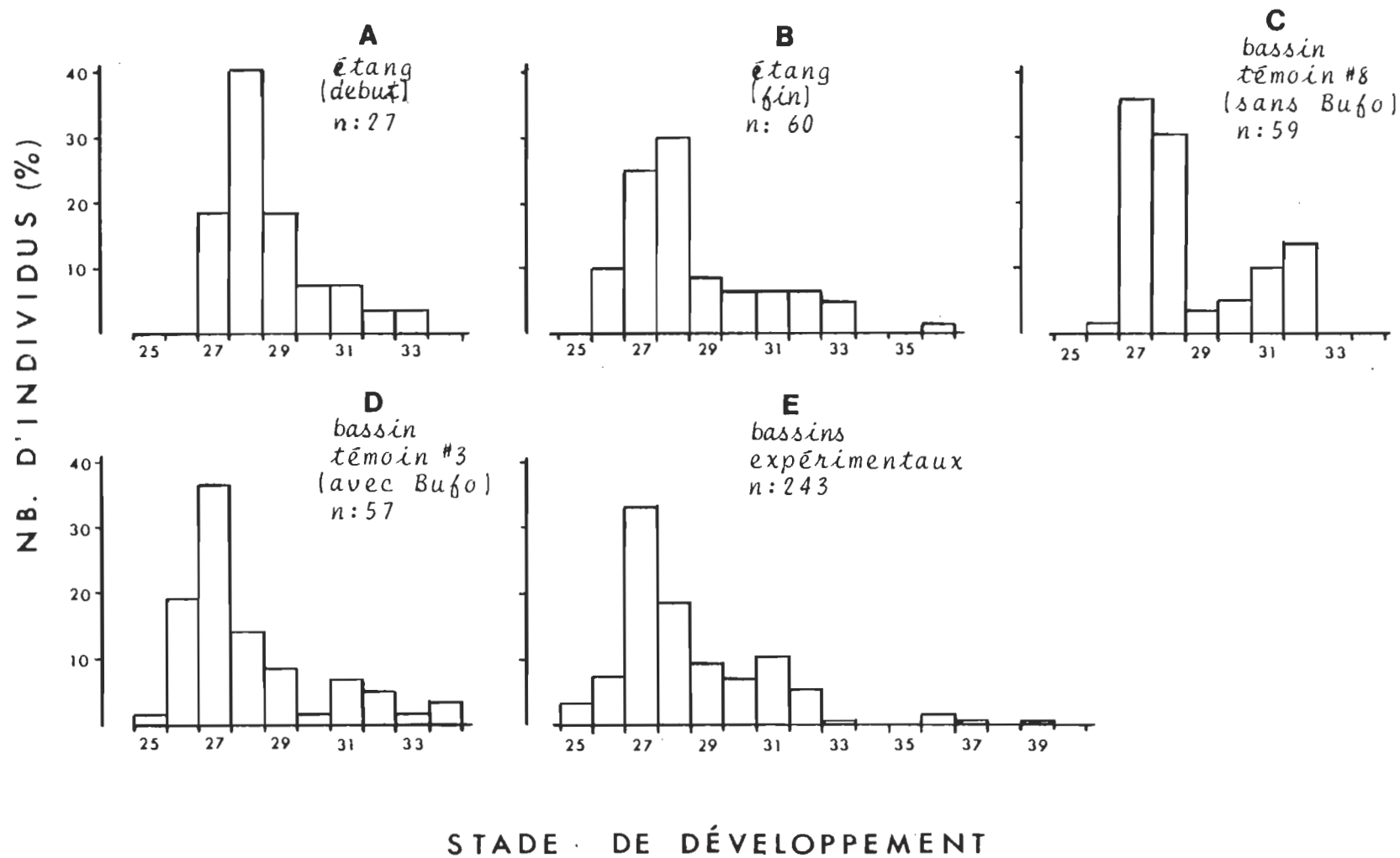
cours des sept jours qu'a duré l'expérience, les individus présents dans l'étang se sont développés pour atteindre une taille moyenne de  $164 \pm 65$  mg soit des individus appartenant en moyenne à la classe 5 (Fig. 11B). Cette différence de poids est hautement significative ( $p < 0,001$ ). Malgré une augmentation de la taille des individus, les stades de développement des têtards de R. sylvatica n'ont pas progressé de façon notable, les individus demeurant pour la plupart au stade 28 (Tableau 17 et Fig. 12A,B).

A la fin de l'expérience, le poids moyen ( $149,8 \pm 56$  mg, classe 4, Fig. 11C) et la distribution des tailles (Fig. 10C) des têtards de R. sylvatica présents dans le bassin témoin #8 (sans Bufo) ne diffèrent pas significativement des valeurs déterminées au niveau de l'étang (poids moyen:  $164 \pm 65$  mg). Puisqu'aucune variation importante du stade de développement est notée dans l'étang, il n'est pas surprenant de constater que la valeur moyenne dans le bassin témoin #3 (sans Bufo) demeure à 28 (Tableau 17); les stades ne présentent pas toutefois une distribution normale (Fig. 12C).

Dans le second bassin témoin avec présence de Bufo (#3), on remarque que le poids moyen et la distribution des tailles de R. sylvatica varient peu au cours de l'expérience, les individus pesant  $117 \pm 47$  mg soit des individus de classe 3 (Fig. 11D) comparativement à  $116 \pm 37$  mg au début de l'expérience. La distribution des stades de développement demeure identique, la moyenne se situant toujours à 28 (Tableau 17).

Figure 12. Distribution des nombres de têtards de Rana sylvatica par stade de développement dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux.

# RANA SYLVATICA



Dans les huit bassins expérimentaux, les têtards de R. sylvatica se sont également peu développés atteignant un poids moyen de  $144 \pm 69$  mg (classe 3, Fig. 11E) et rejoignant ainsi celui des individus présents dans le bassin témoin sans Bufo ( $150 \pm 56$  mg; classe 4) mais n'atteignant pas cependant la taille des têtards présents dans l'étang ( $164 \pm 65$  mg; classe 5). Les individus sont en moyenne de stade 28 (Tableau 17, Fig. 12E).

#### 7.5.2 Bufo americanus

Les têtards de B. americanus se regroupent au maximum en cinq classes de tailles (Fig. 13) comparativement à neuf pour R. sylvatica. Le poids moyen des individus échantillonnés dans un des étangs de la sablière et utilisés au cours de l'expérience est de  $99 \pm 36$  mg (Tableau 17); les individus appartiennent donc en moyenne à la classe 3 (Fig. 13A). Le stade de développement moyen de ces têtards est de 32 (Tableau 17). Il est étonnant de constater que cette valeur est la plus élevée par rapport à celles déterminées à la fin de l'expérience autant dans l'étang que dans les différents bassins. Les têtards déposés dans l'étang expérimental au début du test ne montrent après sept jours qu'un poids moyen de  $63 \pm 25$  mg (classe 2, Fig. 13B). Les individus demeurent toutefois au même stade de développement (Tableau 17 et Fig. 14). Les têtards de B. americanus situés dans le bassin témoin en présence de R. sylvatica (#3) sont plus développés (poids moyen:  $72 \pm 17$  mg; classe 2 (Fig. 13C) que ceux présents dans l'étang. Le développement moyen a également progressé au stade 33 (Fig. 14) mais cette progression



Figure 13. Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus par classe de tailles dans l'étang, dans le bassin témoin et dans les bassins expérimentaux.

# BUFO AMERICANUS

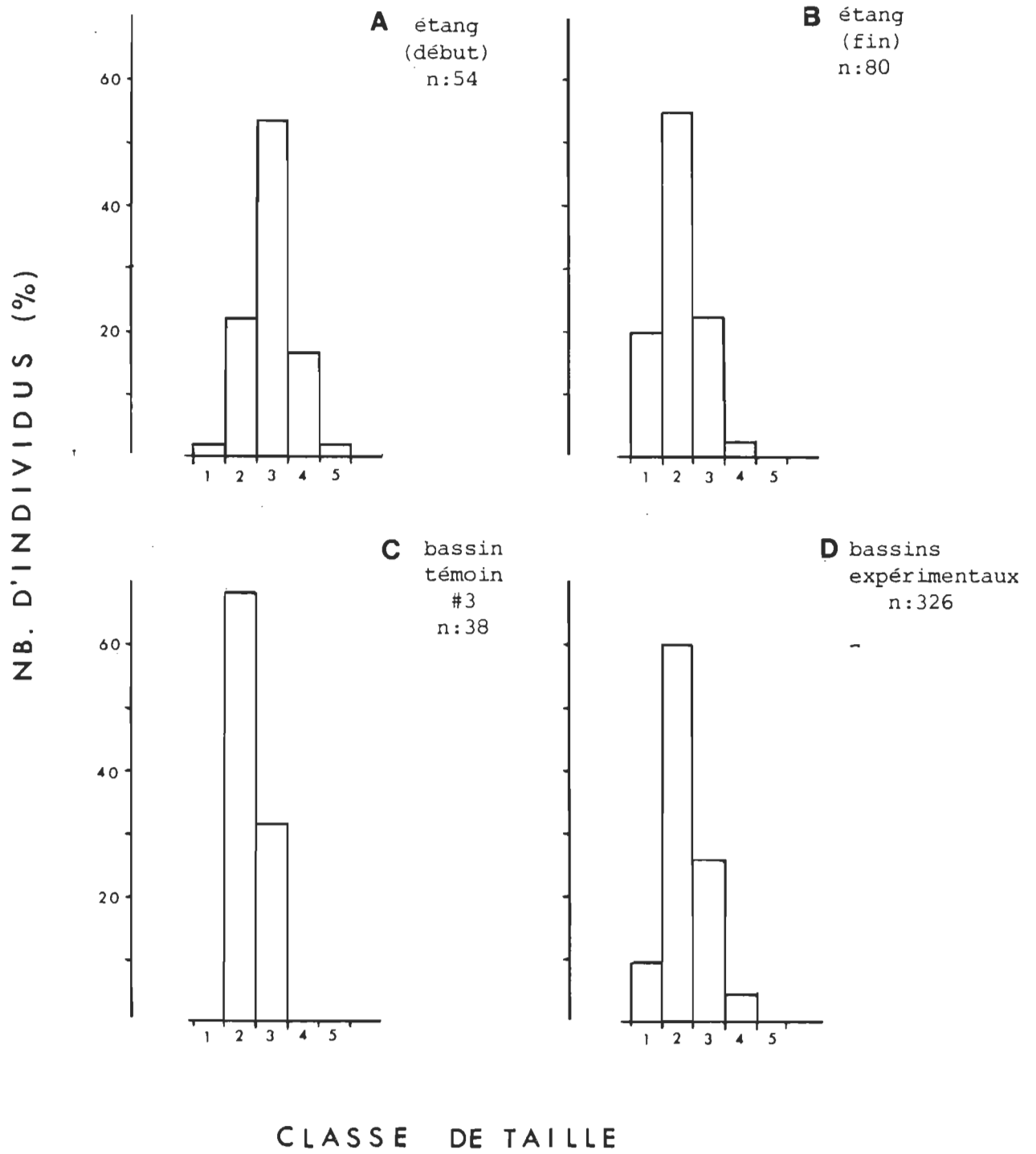
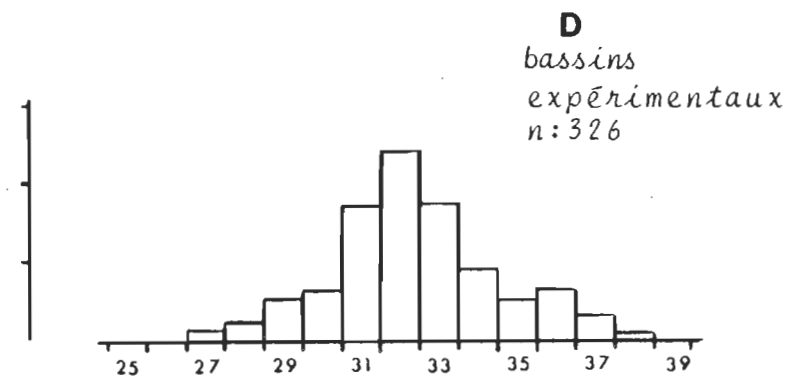
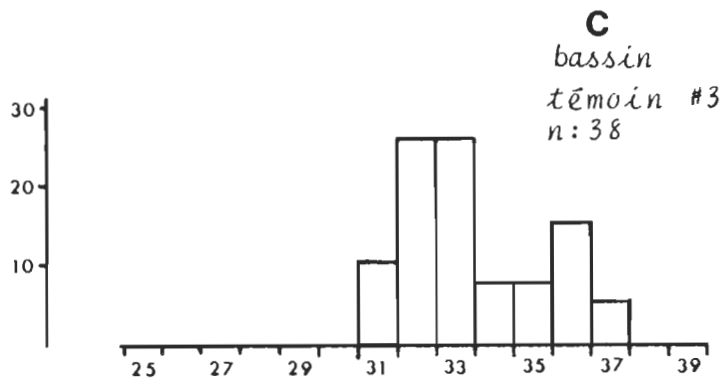
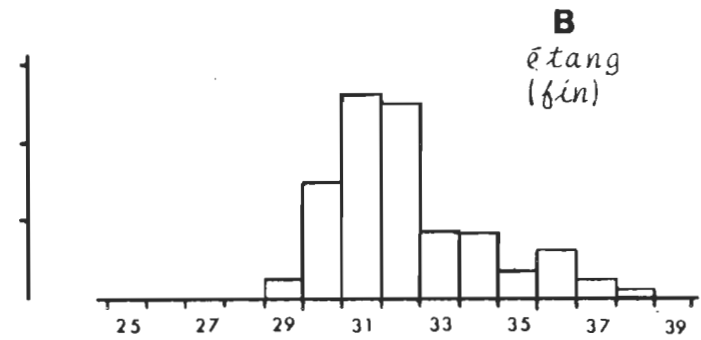
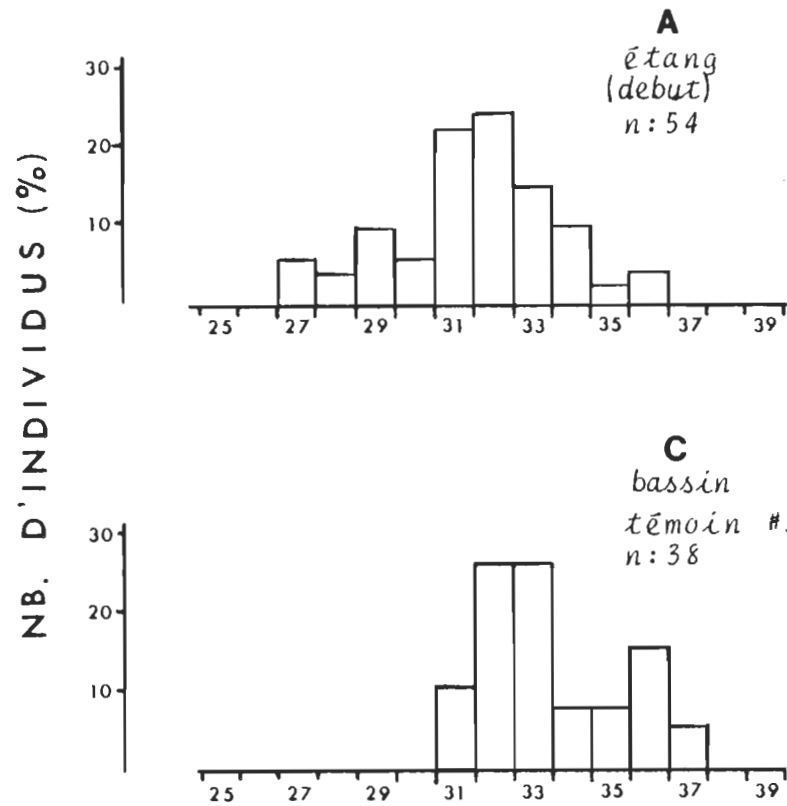


Figure 14. Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus par  
stade de développement dans l'étang, dans le bassin témoin et dans les  
bassins expérimentaux.

# BUFO AMERICANUS



STADE DE DÉVELOPPEMENT

pourrait résulter de la disparition des plus jeunes stades vu la prédation qu'ont exercée dans ce bassin quelques Hydroporus. Ces variations complexes de la taille peuvent être expliquées par différents facteurs (compétition intensive, prédation accrue) qui seront repris au cours de la discussion. Dans l'ensemble des huit bassins expérimentaux, les têtards ont un poids moyen de  $70,5 \pm 25$  mg à la fin de l'expérience (classe 2, Fig. 13D); aucune différence significative est notée entre les bassins expérimentaux et le bassin témoin.

## CHAPITRE 8

### DISCUSSION

#### 8.1 Facteurs de distribution spatio-temporelle des têtards

##### 8.1.1 Facteurs abiotiques

En milieu naturel, les têtards de R. sylvatica occupent peu la périphérie de l'étang. Principalement en eau profonde, le genre Rana s'est adapté à une demande élevée en oxygène (Noland et Ultisch, 1981) préférant une température de 20°C à 25°C mais pouvant tolérer des températures maximales de 25°C à 27° C (Lucas et Reynolds, 1967). Le jour, les têtards se déplacent en banc plus ou moins compact longeant les parois du bassin. Puisque la température de l'eau a atteint 30°C au cours de l'expérience, on peut supposer une migration des individus vers le fond du bassin à la recherche de zones moins chaudes. Dès le coucher du soleil, les têtards de R. sylvatica se répartissent uniformément au fond de l'étang restreignant leurs activités à de faibles déplacements, probablement pour s'alimenter.

Les têtards de B. americanus, pour leur part, occupent principalement la périphérie de l'étang en eau peu profonde préférant des températures élevées (Noland et Ultisch, 1981). Le matin, les

têtards plus ou moins regroupés en bordure de l'étang sont peu mobiles. Dès 12h00, ils augmentent leur activité et se dispersent quelque peu; certains individus nagent près de la surface de l'eau en se dirigeant vers l'arrière du bassin en eau profonde. Selon Beiswenger (1977), la lumière influence le métabolisme des têtards, les activités de nage et de nutrition étant affaiblies lors de journées nuageuses. Vers 16h00, les têtards retournent progressivement vers la périphérie de l'étang. Noland et Ultisch (1981) constatent qu'une diminution de l'intensité lumineuse incite les têtards à rechercher une zone plus chaude. C'est ainsi que peu de temps après le coucher du soleil, les têtards sont regroupés en agrégations plutôt stationnaires en bordure de l'étang là où la température de l'eau atteint son maximum au cours de la journée; ils se concentrent autour de la végétation ou sur la pente. Beiswenger (1977) indique que les gradients de température agissent principalement sur la formation d'agrégations. Des facteurs autres que la température peuvent déterminer le type de formation tels la distribution de la végétation, la morphologie de l'habitat (Beiswenger, 1972), la pente du fond ou la différence de pression, les gradients d'oxygène (Wassersug et Seibert, 1975), le souvenir de l'aire occupée précédemment (Beiswenger, 1972, 1975; Wassersug, 1973) et les interactions sociales (Beiswenger, 1972). Au cours de la nuit, les têtards se déplacent quelque peu au fond de l'étang vers des zones plus profondes et plus chaudes, l'eau en périphérie de l'étang s'étant refroidie. Les têtards de B. americanus suivent donc un cycle journalier dans leur distribution et leur activité, principalement en relation avec des changements de l'intensité lumineuse et de la température de l'eau.

### 8.1.2 Facteurs biotiques

#### 8.1.2.1 Compétition intraspécifique

Selon Steinwaser (1978), la répartition des petits têtards de Rana est beaucoup plus influencée par la présence des individus bien développés que par des facteurs environnementaux. Dans des étangs sableux, peu productifs, les gros têtards s'alimentent près de la surface de l'eau, milieu riche en nourriture, repoussant activement (compétition d'interférence (Savage, 1952; Wilbur, 1977b)) et/ou passivement (compétition d'exploitation (Pyke et al., 1977)) les plus petits en profondeur. Ces phénomènes ont pu jouer dans notre étang expérimental entraînant peut-être une vulnérabilité différentielle des têtards de R. sylvatica à la prédation; nous ne sommes toutefois pas en mesure d'apprécier ici l'importance de ces phénomènes.

#### 8.1.2.2 Compétition interspécifique

La comparaison des résultats de distribution obtenus le jour (09h00 - 16h00) dans les deux bassins témoins (avec ou sans Bufo) tend à démontrer que la présence de têtards de Bufo, principalement regroupés à la périphérie de l'étang, influence la répartition des têtards de R. sylvatica, ceux-ci nageant plus en eau profonde. Aucune pression compétitive importante ne semble modifier cependant la distribution des têtards de Rana au cours de la nuit.



Nous n'avons pu déterminer si la présence de R. sylvatica modifie la distribution des têtards de B. americanus.

#### 8.1.2.3 Prédation

La présence de la larve de dytique (D. verticalis) en eau profonde incite les têtards de Rana à s'éloigner de ce prédateur, et ainsi à retourner en eau moins profonde, phénomène démontré par la comparaison des distributions obtenues dans les bassins expérimentaux et le bassin témoin avec présence de B. americanus (sans prédateur). Cette pression prédatrice agit donc de façon inverse par rapport à la pression compétitive exercée par les têtards de B. americanus; c'est probablement ce qui explique que la distribution des têtards de R. sylvatica dans les bassins expérimentaux soit similaire à celle observée dans le bassin témoin sans Bufo et dytique. Cette constatation est valable pour la période de clarté et pourrait être étendue à la dimension de la mare. Au cours de la nuit, le dytique n'exerce aucun effet significatif sur la distribution des têtards de Rana.

L'impact de la larve de dytique sur la répartition des têtards de B. americanus est peu perceptible, certains individus allant même à la rencontre du dytique vers midi. Tout au plus, observe-t-on, au cours de la nuit, une coïncidence entre la présence de la larve en eau peu profonde et une tendance des têtards de Bufo à demeurer dans les sections avant. On note que les déplacements des têtards de B.

americanus et ceux de la larve de dytique s'effectuent dans la même direction, les individus se rapprochant en bordure de l'étang dès le coucher du soleil et s'éloignant au cours de la nuit.

En définitive, la distribution de R. sylvatica semble plus affectée que celle de B. americanus par la présence de compétiteur et de prédateur.

## 8.2 Facteurs affectant la position et la mobilité du dytique

Nos résultats ont fait montre de l'existence d'un cycle nycthéméral d'activité chez la larve de D. verticalis. Située en eau profonde le jour, elle chasse à l'affût les têtards qui passent entre ou près de ses mandibules. Ces proies correspondent en grande partie aux têtards de R. sylvatica mobiles se déplaçant en banc plus ou moins compact. Elle ne délaisse cependant pas les têtards de Bufo qui se déplacent près de la surface de l'eau en eau profonde vers 12h00. Selon Formanowicz (1982), une diminution du taux de rencontre avec les têtards incite la larve de dytique à délaisser progressivement un comportement de chasse à l'affût pour adopter une chasse en maraude. C'est probablement ce qui explique l'augmentation de la mobilité de la larve de dytique puisque les têtards diminuent leur activité au coucher du soleil. Cette capture peu fructueuse à travers une population de têtards de R. sylvatica distribués au hasard au fond du bassin et peu mobiles semble inciter la larve à se déplacer dans l'étang à la recherche de proies. Elle se dirige progressivement vers la périphérie de l'étang à la rencontre des

têtards de B. americanus regroupés en agrégations consommant probablement une partie importante de la population larvaire de B. americanus. Mais déjà au milieu de la nuit, la larve de dytique est en voie de retourner en eau profonde.

Ainsi, un tel cycle nycthéméral chez la larve de Dytiscus serait principalement relié au taux de rencontre avec les proies. On observe également ce patron de chasse chez les larves d'odonates. Selon Corbet (1962) et Richard (1970), ce comportement de chasse est influencé par la présence de prédateurs diurnes qui inciterait les larves d'odonates à s'abriter en eau profonde le jour. Connaissant l'existence de prédateurs diurnes, de dytique (canards; Wilson, 1923), on peut supposer que le dytique adopte un tel comportement pour éviter les prédateurs potentiels.

### 8.3 Prédation différentielle sur l'espèce et taux de capture

Ce cycle nycthéméral de chasse du dytique amène une variation dans le nombre et l'identité des têtards capturés au cours d'une journée. En présence d'une densité initiale de 60 Rana, 20 Hyla et 80 Bufo dans un volume d'eau de 0,1 m<sup>3</sup> (soit 0,6, 0,2 et 0,8 têtard/l respectivement), la larve de dytique de stade III capturera en moyenne neuf (9) têtards, soit à peu près quatre (4) R. sylvatica et cinq (5) B. americanus. Les têtards de Rana et de Bufo ont donc été sélectionnés en des proportions similaires par rapport à leur densité initiale respective.

Le rythme de capture est favorisé d'une part par la température et d'autre part par l'obscurité comme l'on fait ressortir les expériences en laboratoire. Mais ces deux paramètres agissent de façon asynchrone.

Le jour, une élévation de la température de l'eau de 8°C augmente la capture de têtards; ces derniers correspondent en grande partie aux têtards de R. sylvatica se déplaçant en banc plus ou moins compact le long des parois du bassin.

Le soir, malgré une température plus basse, le taux de capture est favorisé par une diminution de l'intensité lumineuse. Les têtards de R. sylvatica se répartissent au fond de l'étang et diminuent leurs déplacements ne pouvant percevoir visuellement la présence du prédateur. Ce comportement des têtards incite la larve de dytique à se déplacer dans le bassin; elle atteint progressivement la périphérie de l'étang et capture surtout les têtards de B. americanus. Plutôt qu'un mécanisme de dissuasion, la distribution en agrégation des têtards de B. americanus facilite probablement la tâche de la larve de dytique dans sa recherche de proies. La formation du banc comme stratégie antiprédatrice pratiquée par certains poissons (Godin et Morgan, 1985) ne semble être effective que chez des proies qui font face à des prédateurs à perception visuelle. Au cours de la nuit, la larve retourne en eau profonde, peut-être pour s'abriter des prédateurs diurnes potentiels, et ce malgré un taux de capture moindre à travers une population de têtards de R. sylvatica dispersés au fond de l'étang.

En supposant au départ que les proies capturées le jour puis la nuit sont respectivement des Rana et des Bufo, on constate une augmentation de la capture à l'obscurité. Le jour, quatre (4) têtards de R. sylvatica de 116 mg en moyenne sont capturés soit une biomasse de 464 mg. La nuit, la larve de dytique capture sur une période plus restreinte une biomasse à peu près égale (495 mg) soit cinq (5) têtards de B. americanus de 99 mg en moyenne. Cette différence dans la capture des deux espèces de têtards n'est peut-être pas si prononcée puisque certains Bufo rejoignent la larve de dytique en eau profonde vers midi et que certaines Rana se situent au centre-avant la nuit. Cependant ces fréquences de distribution sont probablement assez faibles pour ne pas mettre en doute l'existence du cycle nycthéméral de capture.

En définitive, dans les limites de densités offertes, la prédation du dytique a réduit l'effectif de la communauté mais n'en a pas modifié la composition relative en Rana et en Bufo.

La forte mortalité des têtards de H. crucifer semble résulter principalement non d'une prédation par la larve de D. verticalis puisqu'une mortalité importante est observée dans les bassins témoins mais plutôt d'une compétition intense compte tenu des faibles concentrations mesurées en phytoplancton. Un tel phénomène a été observé par Seale et Beckvar (1980) chez des têtards d'Anoures, ce qui nous amène à discuter de leur efficacité de nutrition et à tenter une explication pour les développements larvaires observés.

#### 8.4 Facteurs affectant la taille des têtards

##### 8.4.1 Compétition

En général, les têtards s'alimentent par filtration de particules en suspension dans l'eau. Les Ranidées (Richmond, 1947; Dodd, 1950; Wassersug, 1972), Bufonidées (Dodd, 1950) et Microhylidées (Richmond, 1947) peuvent extraire le plancton en suspension; le phytoplancton constitue leur principale source de nourriture (Seale, 1980). Ils peuvent également brouter avec plus ou moins d'efficacité les algues épiphytiques (Dickman, 1968), épibenthiques (Calef, 1973) et celles retrouvées dans les boulettes fécales des têtards (Steinwaser, 1978). Les microorganismes serviraient aussi de ressources alimentaires (Seale et Wasserbug, 1979). La rétention des particules en suspension dans l'eau dépend plus de leurs propriétés physiques que de leur valeur nutritionnelle, les têtards étant qualitativement non sélectifs lors de la filtration (Jenssen, 1967; Seale et Wasserburg, 1979).

Selon Seale et Beckvar (1980), lorsque la concentration en phytoplancton est élevée, les têtards de R. sylvatica, H. crucifer et B. woodhousei fowleri ont à peu près un même taux maximal d'ingestion et ce, quelles que soient la taille et la morphologie des cellules phytoplanctoniques présentes; les têtards régularisent leur taux de filtration en fonction du volume ou de la biomasse de cellules ingérées. A faible concentration en phytoplancton, H. crucifer doit pour survivre

se limiter aux zones plus productives de l'étang ou à celles inoccupées par Rana ou Bufo; sa filtration commence à être effective à une concentration en particules ( $9,73 \times 10^6 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ) vingt fois plus élevée que celle établie pour R. sylvatica ( $5,00 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ). Malgré que Bufo soit considéré comme un excellent filtreur de particules en suspension, il ingère les particules à un taux similaire à celui de Rana.

Les cellules phytoplanctoniques identifiées provenant de l'étang d'étude sont pour la plupart de petites tailles donc facilement filtrées et ingérées par les têtards. La différence peu significative de densité notée entre l'intérieur et l'extérieur des bassins pourrait facilement résulter d'une limitation de la méthode de comptage vu la faible quantité de cellules présentes dans les échantillons; la présence de quelques cellules ou colonies égarées de bonne taille entraîne une variation appréciable de la densité.

Aucune différence réelle n'est observée entre le biovolume de cellules phytoplanctoniques à l'intérieur des enclos ( $2,933 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ) et celui dans l'étang ( $3,306 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ). On peut donc supposer que les phénomènes de compétition qui peuvent être observés dans les bassins représentent ce qui devrait se passer dans l'étang s'il y avait cohabitation des têtards de R. sylvatica, H. crucifer et B. americanus. Selon Seale et Beckvar (1980), dans une mare avec présence de têtards de Rana, la concentration en phytoplancton est généralement plus faible que la concentration optimale (maximum du taux d'ingestion) pour Hyla ( $2,06 \times 10^7 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ). La concentration en phytoplancton mesurée

est même, dans notre cas, inférieure aux concentrations critiques (concentration la plus faible à laquelle l'ingestion est mesurée) établie par Seale et Beckvar (1980) pour R. sylvatica ( $5,00 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ), H. crucifer ( $9,73 \times 10^4 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ) et B. woodhousei fowleri ( $5,00 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ ) (Tableau 18). Puisque ce dernier est de même taille que B. americanus, on peut croire qu'ils ont à peu près un même taux d'ingestion.

Notre milieu étant peu productif en phytoplancton, une pression compétitive importante s'exerce entre les têtards. R. sylvatica et H. crucifer se retrouvent principalement en eau profonde; ces deux espèces s'interfèrent ce qui incite les têtards de H. crucifer à se disperser (Seale et Beckvar, 1980). La survie de cette dernière est affectée puisqu'elle est limitée par ses besoins élevés en particules en suspension. Il n'est donc pas surprenant d'obtenir une mortalité élevée des têtards de H. crucifer même dans les bassins témoins. Malgré leur capacité de filtration, les têtards de B. americanus, principalement regroupés en agrégations à la périphérie de l'étang, s'alimentent largement sur le substrat (cependant perturbé), à la surface des objets et des plantes croissant au fond (Test, 1976). Cette différence de micro-habitat résulte non seulement d'habiletés consommatrices différentes mais également d'une interférence entre les têtards (Steinwascher, 1978, 1981). La sélection d'un habitat particulier chez certaines espèces peut diminuer l'interférence potentielle (Wassersug, 1973; Heyer, 1976). On ne sait si les agrégations de B. americanus en périphérie favorisent l'alimentation mais selon Bragg (1965) les têtards



Tableau 18

Concentrations critique et optimale de phytoplancton en rapport avec l'efficacité d'ingestion de trois espèces d'anoures (Seale et Beckvar, 1980).

Espèce	Concentrations ( $\mu\text{m}^3/\text{ml}$ )	
	critique	optimale
<u>Hyla crucifer</u>	$9,73 \times 10^6$	$2,06 \times 10^7$
<u>Rana sylvatica</u>	$5,00 \times 10^5$	$1,50 \times 10^7$
<u>Bufo woodhousei fowleri</u>	$5,00 \times 10^5$	$1,26 \times 10^7$

de Scaphiopus sp. nageant en masse créent un tourbillon qui concentre le plancton et la matière organique. Certains individus peuvent s'alimenter de cadavres de têtards autant de leur espèce que des autres espèces présentes (Porter, 1972).

Des facteurs autres que la position des têtards, la concentration critique en phytoplancton et l'interférence entre les espèces peuvent influencer la survie et la croissance des têtards tels des inhibiteurs de croissance intra et inter-spécifiques relâchés dans l'eau (Licht, 1967; Rose, 1960).

Nous avons constaté que la larve de dytique exerce une prédation sélective en fonction de la taille et de la mobilité des têtards. Ainsi, une diminution de la croissance, de l'état de santé et/ou de la mobilité des individus peut influencer leur vulnérabilité.

#### 8.4.2 Prédation sélective

##### 8.4.2.1 Action directe du dytique

Nous avons démontré que la larve de dytique de stade III préfère les têtards dont le poids corporel représente au moins 0,45 fois la masse corporelle du prédateur. La communauté de têtards présentée à la larve de dytique comprenait des individus dont le poids moyen (Tableau 9) ne représentait que 0,09 (Rana), 0,01 (Hyla) et 0,08 (Bufo) fois celui du dytique (1 280 mg). Malgré leur faible taille, les têtards

utilisés correspondent au matériel biologique présent dans l'étang au début de l'expérience. La larve est restreinte à s'alimenter de petits têtards. La comparaison des histogrammes de fréquences de poids ne montre pas qu'un segment ou l'autre de la distribution soit amputé. On peut donc affirmer que la larve de dytique n'exerce aucune prédation sélective en fonction de la taille des individus d'une même espèce compte tenu des très faibles écarts de poids entre têtards par rapport au poids du dytique. Les têtards de R. sylvatica, B. americanus et H. crucifer seraient plutôt affectés par une pression compétitive importante.

#### 8.4.2.2 Action indirecte du dytique

Au cours des sept journées expérimentales, les têtards de R. sylvatica présents dans l'étang se sont développés malgré un milieu peu productif et la présence de têtards de R. clamitans. En présence de têtards de B. americanus (peu nombreux dans l'étang), les têtards de R. sylvatica dans le bassin témoin acquièrent peu de poids ce qui résulte probablement d'une compétition entre R. sylvatica et B. americanus. La prédation de têtards de Bufo par la larve de dytique dans les bassins expérimentaux diminue cette pression compétitive et favorise quelque peu la croissance de Rana.

Les têtards de B. americanus provenant d'une autre mare de la sablière et déposés dans notre étang ont souffert d'une perte de poids appréciable (36 %) au cours de l'expérience. La faible productivité du

milieu en phytoplancton augmente la compétition entre les têtards de B. americanus, R. sylvatica et les gros têtards de R. clamitans présents dans l'étang. Les têtards de B. americanus tentent d'exploiter la périphérie de l'étang en s'alimentant sur le substrat. La diminution marquée de leur poids tend à nous indiquer que la quantité de nourriture disponible pour cette espèce (phytoplancton, cadavres etc...) est faible. En présence de R. sylvatica seulement (bassin témoin #3; sans R. clamitans), B. americanus est soumis à une pression compétitive plus faible. La prédation de têtards de R. sylvatica par la larve de dytique (bassins expérimentaux) n'a pas cependant affaibli de façon significative la pression exercée par R. sylvatica sur B. americanus.

Il est surprenant de constater aucune évolution significative du stade de développement au cours des sept journées expérimentales autant pour R. sylvatica que pour B. americanus. Selon Gagnon (comm. pers.), la progression serait de 0,42 stade/jour pour Rana et 0,57 stade/jour pour Bufo. Parmi les paramètres environnementaux, la température est considérée comme le facteur déterminant le taux de différenciation (Smith-Gill et Berven, 1979). Comparés à R. sylvatica, les têtards de B. americanus regroupés en agrégations absorbent plus la chaleur radiante. Leur température corporelle étant plus élevée, la longueur de chaque stade larvaire est ainsi diminuée et les têtards atteignent plus rapidement le stade de la métamorphose.

Les résultats observés peuvent résulter d'une faiblesse au niveau de l'échantillonnage ou de conditions non favorables au développement des espèces.

## CHAPITRE 9

### DISCUSSION GENERALE

Selon nos observations sur le comportement de chasse de la larve de D. verticalis, nous constatons, à l'instar de Lee (1967) et Blunck (1923) que la larve semble détecter principalement par stimulation tactile et sur courte distance les signaux hydrodynamiques générés par les mouvements de nage des têtards. La larve de D. verticalis peut donc être considérée comme un prédateur tactile contrairement à d'autres larves de dytique tel Acilius qui percevraient plutôt visuellement la présence de proies (Leclair, comm. pers.). Dans le cas où cette affirmation serait vérifiée par des tests en électrophysiologie, on observerait chez D. verticalis une modification importante du mode de perception principal au cours du développement: l'insecte passerait d'une perception tactile au stade larvaire à une détection visuelle et chimique à maturité (Cloarec, 1972).

Le comportement de chasse de la larve de D. verticalis se veut peu élaboré et souple variant entre la chasse à l'affût et la chasse en maraude. Selon Formanowicz (1982), ce serait le taux de rencontre qui déterminerait l'adoption de l'un ou l'autre des comportements de chasse. La chasse à l'affût serait consécutive au taux élevé de rencontre avec les têtards (Rana principalement) mobiles se déplaçant en banc. Le soir,

la baisse de mobilité des têtards vulnérables à la prédation forcerait chez la larve l'adoption d'un comportement de chasse en maraude qui favoriserait et maintiendrait un bon taux de rencontre entre le prédateur et les proies.

Ces résultats vont dans le sens d'une optimisation du comportement de chasse chez la larve de D. verticalis en ce qui a trait à la maximisation des fréquences de rencontres avec les proies. Selon Perckarsky (1984), peu d'études sur les insectes aquatiques existent dans ce sens. Akre et Jonhson (1979) notent chez des larves de libellules l'adoption d'un comportement de chasse en maraude ou à l'affût, en réponse à des changements dans l'abondance relative de proies cladocères stationnaires ou mobiles.

On constate chez la larve de D. verticalis, contrairement à différents insectes aquatiques prédateurs étudiés par Cooper (1983) tels Belostoma flumineum, Notonecta undulata, Anax junius et Buenoa confusa, une plus grande activité le soir, l'absence de lumière ne modifiant en rien le mode de perception principal de la larve. Malgré une capture efficace de têtards (Bufo principalement) regroupés en agrégations en périphérie de l'étang, la larve retourne en eau profonde au cours même de la nuit. Une diminution de la mobilité, le jour, est également observée chez un plécoptère perlide à perception tactile (Dinocras cephalotes; Sjöström, 1983); ce cycle d'activité selon Perckarsky (1984) pourrait être la résultante d'une pression exercée par des prédateurs diurnes. Compte tenu de l'existence de prédateurs diurnes de dytique

tels certains amphibiens, poissons, oiseaux de rivage (Balduf, 1935) ou diverses espèces de canards (Wilson, 1923), la larve de D. verticalis a pu développer, par adaptation, un rythme de déplacements qui lui permet en période de clarté de rester à l'abri de prédateurs en demeurant plus ou moins cachée en eau profonde parmi la végétation. Un tel schéma comportemental a aussi pour effet de maximiser la fréquence des rencontres avec les têtards, ce qui pourrait être une explication alternative, mais non exclusive, à la théorie d'optimisation du comportement de chasse.

Toujours, selon la théorie d'optimisation (Krebs, 1978), le prédateur sélectionnerait une proie si cette dernière est profitable. Mais la profitabilité d'une proie est déterminée en considérant les variables suivantes: le contenu énergétique de la proie, le taux de rencontre avec le prédateur et le temps dépensé à rechercher, poursuivre et maîtriser la proie. Or tout cet ensemble de paramètres ne peut être mesuré chez les prédateurs tactiles puisqu'ils ne reconnaissent la valeur de leur proie qu'après l'avoir saisie. Effectivement, selon des études avec des plécoptères (Peckarsky, 1980; Molles et Pietruszka, 1983), le prédateur choisit sa proie strictement en fonction de l'énergie nécessaire pour la maîtriser. Parmi les proies maîtrisables, plusieurs insectes aquatiques (odonates, plécoptères et mégaloptères) s'alimenteront apparemment sur toute taille de proies (Pritchard et Leischner, 1973; Thompson, 1978; Allan, 1982). Selon nos observations et celles de Brodie et Formanowicz (1983), la larve de D. verticalis sélectionne les têtards dont le poids moyen représente de 0,5 à 1,0 fois

la masse corporelle du prédateur, les petits têtards étant délaissés. Ces résultats obtenus en laboratoire rejoignent le modèle de prédation sélective proposé par Zaret (1980) qui prévoit que des prédateurs tactiles captureront plus efficacement une taille moyenne de proies, les plus petites étant plutôt ignorées, les plus grosses de moins en moins maîtrisables au fur et à mesure que leur taille augmente. Dans nos expériences en laboratoire, les gros têtards présentés aux larves de stade II puis ceux présentés aux larves de stade III constituaient la fraction la plus développée de la population naturelle d'origine observée lors de l'échantillonnage. Cependant les larves de D. verticalis présentes dans les mares temporaires font normalement face à une population de têtards dont les espèces les plus communes soit, Rana sylvatica, Hyla crucifer et Bufo americanus sont en moyenne de petites tailles par rapport à la larve de dytique (présente étude; Brodie et Formanowicz 1983). Dans le type de milieu temporaire étudié, le modèle de Zaret ne paraît donc pas s'appliquer à la chasse pratiquée par la larve de D. verticalis. En définitive, les têtards des espèces précitées demeurent tout au cours de leur croissance sous l'emprise de leur plus fréquent prédateur en mare temporaire, la larve de D. verticalis. Compte tenu de l'aptitude du prédateur à capturer des têtards aussi développés que lui, il serait intéressant d'examiner à partir de têtards d'espèces plus grosses comme ceux de la grenouille verte (Rana clamitans), qui vit généralement dans des étangs permanents, dans quelle mesure le modèle de Zaret peut être appliqué en milieu semi-naturel.

Ainsi aucune prédation sélective selon la taille des têtards n'a pu



être observée en milieu semi-naturel, les têtards ne représentant en moyenne que 0,1 fois la masse corporelle du dytique. Cependant, la larve de dytique peut agir sur la composition en espèces de la communauté compte tenu de son rythme nycthéméral de chasse et d'une mobilité différentielle des têtards selon l'espèce. La faible mobilité des têtards de Hyla, sans compter leur petite taille et leur distribution au hasard dans l'étang, rend cette espèce moins vulnérable à la prédation de la larve de D. verticalis. Cette dernière délaisse les têtards de Hyla pour capturer plutôt ceux de Rana et de Bufo mais en des proportions similaires par rapport à leur densité initiale respective. La prédation des larves de D. verticalis diminue donc l'effectif des populations de Rana et de Bufo sans en modifier la composition et ce, dans les limites de densités offertes. Les têtards de Hyla demeurent toutefois affectés par la compétition interspécifique intense. Selon Morin (1983), la prédation de têtards de Scaphiopus holbrookii et de Bufo terrestris par des tritons Notophthalmus viridescens dorsalis augmente le taux de survie à la métamorphose des têtards de Hyla crucifer. Dans notre enclos, la prédation de têtards de Bufo a favorisé le développement des Rana mais l'inverse ne s'est pas vérifié. Dans un étang plus productif que celui impliqué dans la présente étude, la prédation de la larve de D. verticalis aurait pu favoriser le taux de croissance et la survie des têtards de Hyla crucifer.

Dans l'étang d'étude, plus d'une centaine de larves de D. verticalis ont été observées. Or chacune d'entre elles capture en moyenne 9 têtards/jour, qu'elle soit de stade II ou III. Ce qui nous

amène à supposer qu'au cours de ces étapes de développement larvaire, qui s'étalent en moyenne sur 1 mois, la population de dytiques de cet étang aurait capturé plus de 27 000 têtards dont 12 000 Rana sylvatica et 15 000 Bufo americanus (admettant un rythme nycthéméral de chasse tel que celui observé en enclos). Ces quantités de proies équivalent à peu près à dix-sept (17) pontes de R. sylvatica sachant que chaque ponte compte en moyenne 720 oeufs (Leclair et al., 1983) mais à seulement trois (3) pontes de B. americanus puisque le frai de cette espèce contient quelque 5 000 oeufs. Dans une communauté de têtards d'étang temporaire, l'action prédatrice des larves de Dytiscus verticalis affecte donc considérablement plus les populations de R. sylvatica que celles de B. americanus.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akre, B.G. & D.M. Johnson. 1979. Switching and sigmoid functional response curves by damselfly naiads with alternative prey available. *Journal of Animal Ecology* 48: 703-720.
- Alarie, Y. 1985. Caractérisation écologique de la répartition des coléoptères Dytiscidées en Basse-Mauricie. Mémoire de maîtrise, Univ. du Québec à Trois-Rivières. 167 p.
- Alford, R.A. & M.L. Crump. 1982. Habitat partitioning among size classes of larval southern leopard frogs, Rana utricularia. *Copeia* 1982 (2): 367-373.
- Allan, J.D. 1982. Feeding habits and prey consumption of three setipalpiian stoneflies (Plecoptera) in a mountain stream. *Ecology* 63: 26-34.
- Allan, J.D. 1983. Predator-prey relationships in streams. In: J.R. Barnes and G.W. Minshall (Eds.). *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*. Plenum Press, New York, NY. 399 p.
- Baldus, W.V. 1935. The bionomics of entomophagous coleoptera. Reprint 1969 by E.W. Classey Ltd Hampton, Middlesex England. 220 p.
- Bay, E.C. 1974. Predator-prey relationships among aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 19: 441-453.
- Beiswenger, R.E. 1972. Aggregative behavior of tadpoles of the American toad, Bufo americanus, in Michigan. Ph.D. thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor. 290 p.
- Beiswenger, R.E. 1975. Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, Bufo americanus. *Herpetologica* 31: 222-233.

- Beiswenger, R.E. 1977. Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of Bufo americanus, in relation to light and temperature. *Ecology* 58: 98-108.
- Bertrand, H. 1972. Larves et nymphes des coléoptères aquatiques du globe. F. Paillart, Paris. 799 p.
- Blois, C. 1982. Sélection de proies de tailles différentes en fonction de leur abondance absolue et relative par les larves d'Anax imperator Leach (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 11(3): 211-218.
- Blunck, H. 1916. Die Metamorphose des Gelbrands (Dytiscus marginalis L.), Vorläufige Zusammenstellung. *Zool. Anz.* 47: 18-31, 33-42.
- Blunck, H. 1922. Zur Biologie des Tauchkäfers Cybister laterali-marginalis. Deg. nebst Bemerkungen über C. japonicus Sharp, C. tripunctatus Oliv. und C. brevis Aubé. *Zool. Anz.* 55: 45-65, 93-124.
- Blunck, H. 1923. Die Entwicklung des Dytiscus marginalis L. vom Ei bis zur Imago. 2 Teil. Die Metamorphose (B. Das Larven- und das Puppenleben). *Zeits. Wiss. Zool. Leipzig* 121: 173-391.
- Bragg, A.N. 1965. Gnomes of the night: The spadefoot toads. Univ. Pennsylvania Press, Philadelphia. 127 p.
- Brodie, E.D., Jr. & D.R. Formanowicz, Jr. 1981. Larvae of the predaceous diving beetle Dytiscus verticalis acquire an avoidance response to skin secretions of the newt Notophthalmus viridescens. *Herpetologica* 37(3): 172-176.
- Brodie, E.D., Jr. & D.R. Formanowicz, Jr. 1983. Prey size preference of predators: differential vulnerability of larval anurans. *Herpetologica* 39(1): 67-75.
- Brodie, E.D., Jr., D.R. Formanowicz, Jr. & E.D. Brodie, III. 1978. The development of noxiousness of Bufo americanus tadpoles to aquatic insect predators. *Herpetologica* 34: 302-306.
- Caldwell, J.P. 1982. Disruptive selection: a tail color polymorphism in Acris tadpoles in response to differential predation. *Can. J. Zool.*

60: 2818-2827.

Caldwell, J.P., J.H. Thorp & T.O. Jervey. 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs. *Oecologia* (Berl.) 46: 285-289.

Calef, G.W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of Rana aurora. *Ecology* 54: 741-758.

Cloarec, A. 1972. General review of the feeding behavior of insect predators and its regulation. *Année Biol.* 11: 258-290.

Cloarec, A. 1977. Alimentation de larves d'Anax imperator Leach dans un milieu naturel (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* (Utrecht) 6: 227-243.

Contant, H. 1977. Etude des algues environnant la centrale nucléaire de Gentilly. Hydro-Québec, Direction Environnement, Ecologie Biophysique. 61 p.

Cooper, S.D. 1983. Selective predation on cladocerans by common pond insects. *Can. J. Zool.* 61: 879-886.

Corbet, P.S. 1963. A biology of dragonflies. Quadrangle books, Chicago.

Deonier, C.C. 1943. The biology of the immature stages of the Clear Lake gnat (Diptera: Culicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 36: 383-388.

Dethier, V.G. 1976. The hungry fly: A physiological study of the behavior associated with feeding. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 489 p.

Dickman, M. 1968. The effect of grazing by tadpoles on the structure of a periphyton community. *Ecology* 49: 1188-1190.

Dodd, J.M. 1950. Ciliary feeding mechanism in anuran larvae. *Nature* (London) 165: 283.

Formanowicz, D.R., Jr. 1982. Foraging tactics of larvae of Dytiscus

- verticalis (Coleoptera: Dytiscidae): the assessment of prey density. J. Anim. Ecol. 51: 757-767.
- Formanowicz, D.R., Jr. & E.D. Brodie, Jr. 1981. Prepupation behavior and pupation of the predaceous diving beetles Dytiscus verticalis Say (Coleoptera: Dytiscidae). New-York Entomological Society LXXXIX(3): 152-157.
- Formanowicz, D.R., Jr. & E.D. Brodie, Jr. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. Copeia 1982: 91-97.
- Gagnon, D. 1981. Viabilité embryonnaire de la grenouille des bois, Rana sylvatica Le Conte (Amphibia, Anura: Ranidae). Rapport inédit, Univ. Qué. Trois-Rivières. 76 p.
- Galewsky, K. 1971. A study of morphobiotic adaptations of European species of Dytiscidae (Coleoptera). Polskie Pismo Entomol. 41: 481-702.
- Garton, J.D. 1979. Integumentary toxicity and unpalatability as an antipredator mechanism in the narrow mouthed toad, Gastrophryne carolinensis. Can. J. Zool. 57(10): 1965-1973.
- Gilbert, J.J. 1976. Selective cannibalism in the rotifer Asplanchna sieboldi: Contact recognition of morphotype and clone. Proc. Natl. Acad. Sci. 73: 3233-3237.
- Glasser, J.W. 1979. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. The American Naturalist 113: 631-641.
- Godin, J.-G. J. & M.J. Morgan. 1985. Predator avoidance and school size in a cyprinodontid fish, the banded killifish (Fundulus diaphanus Lesueur). Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 105-110.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16: 183-190.
- Heyer, W.R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smithsonian Contributions to Zoology 242: 1-27.

- Huey, R.B. 1980. Sprint velocity of tadpoles (Bufo boreas) through metamorphosis. *Copeia* 1980 (3): 537-540.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia (Berl.)* 14: 413-417.
- James, H.G. 1961. Some predators of Aedes stimulans (Walk.) and Aedes trichurus (Dyar) (Diptera: Culicidae) in woodland pools. *Can. J. Zool.* 39: 533-540.
- Jennsen, T.A. 1967. Food habits of the green frog, Rana clamitans, before and during metamorphosis. *Copeia* 1967: 214-218.
- Krebs, J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In: J.R. Krebs and N.B. Davies (Eds.). *Behavioral ecology: an evolutionary approach* (p. 23-63). Sinauer Associates Ltd., Sunderland, MA. 494 p.
- Kruse, K.C. 1983. Optimal foraging by predaceous diving beetle larvae on toad tadpoles. *Oecologia (Berl.)* 58: 383-388.
- Leclair, R., J.P. Bourassa & D. Gagnon. 1983. Exploitation de pontes d'Amphibiens par des larves de Diptères Chironomides: étude de la coïncidence phénologique. *Bulletin de la Société entomologique de France (tome 88)*: 268-271.
- Lee, F. C. 1967. Laboratory observations on certain mosquito larval predators. *Mosq. News* 27: 332-338.
- Leech, H.B. 1956. Family Dytiscidae. In: R.L. Usinger (Ed.). *Aquatic Insects of California* (p. 305-324). University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 508 p.
- Licht, L.E. 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects. *Ecology* 48: 736-745.
- Lucas, E.A. & W.A. Reynolds. 1967. Temperature selection by amphibian larvae. *Physiol. Zool.* 40: 159-171.

- Lund, J.W.G., C. Kipling & E.D. Le Cren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologica* 11: 143-170.
- Macan, T.T. 1977. The influence of predation on the composition of fresh water animal communities. *Biol. Rev. of the Cambridge Philosophical Society* 52: 45-70.
- Molles, M.C., Jr. & R.D. Pietruszka. 1983. Mechanisms of prey selection by predaceous stoneflies: roles of prey morphology, behavior and predator hunger. *Oecologia (Berl.)* 57: 25-31.
- Morin, P.J. 1981. Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science* 212: 1284-1286.
- Morin, P.J. 1983. Predation, competition and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* 53: 119-138.
- Noland, R. & G.R. Ultsch. 1981. The roles of temperature and dissolved oxygen in microhabitat selection by the tadpoles of a frog (Rana pipiens) and a toad (Bufo terrestris). *Copeia* 1981 (3): 645-652.
- Pastorok, R.A. 1980. Selection of prey by Chaoborus larvae: a review and new evidence for behavioral flexibility. In: W.C. Kerfoot (Ed.). *Evolution and ecology of zooplankton communities* (p. 538-554). University of New England Press Hanover, NH. 793 p.
- Peckarsky, B.L. 1980. Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology* 61: 932-943.
- Peckarsky, B.L. 1982. Aquatic insect predator-prey relations. *BioScience* 32: 261-266.
- Peckarsky, B.L. 1984. Predator-prey interactions among aquatic insects. In: V.H. Resh and D.M. Rosenberg (Eds.). *The Ecology of aquatic insects* (chap.8). Praeger Publ., N.Y. 625 p.
- Porter, K.R. 1972. *Herpetology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia, PA. 524 p.



- Pritchard, G. & T.G. Leischner. 1973. The life history and feeding habits of Sialis cornuta Ross in a series of abandoned beaver ponds (Insecta, Megaloptera). Can. J. Zool. 51: 121-131.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam & E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Quart. Rev. Biol. 52: 137-154.
- Ramade, F. 1984. Eléments d'écologie, écologie fondamentale. Mc Graw-Hill, Paris. 397 p.
- Richard, G. 1970. New aspects of the regulation of predatory behaviour of Odonata nymphs. In: L.R. Aronson, D.S. Lehrman, E. Tobach & J.S. Rosenblatt (Eds.). Development and evolution of behaviour (p. 435-451). Freeman, San Francisco.
- Richmond, N.D. 1947. Life history of Scaphiopus holbrookii (Harlan). Part I. Larval development and behavior. Ecology 28: 53-67.
- Rose, S.M. 1960. A feedback mechanism of growth control in tadpoles. Ecology 41: 188-199.
- Savage, R.M. 1952. Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. Proc. Zool. Soc. London 122: 467-514.
- Seale, D.B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. Ecology 61(6): 1531-1550.
- Seale, D.B. & N. Beckvar. 1980. The comparative ability of anuran larvae (genera: Hyla, Bufo and Rana) to ingest suspended blue-green algae. Copeia 1980 (3): 495-503.
- Seale, D.B. & R.J. Wassersug. 1979. Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. Oecologia (Berl.) 39: 259-272.
- Severtson, A.S. & G.S. Surova. 1979. Effect of predators on the population of common frog tadpoles (Rana temporaria). Zool. Zh. 58 (9): 1374-1379.

- Sjöström, P. 1983. Hunting, spacing and antipredatory behaviour in nymphs of Dinocras cephalotes (Plecoptera). Ph. D. thesis, University of Lund, Lund, Sweden. 67 p.
- Smith-Gill S.J. & K.A. Berven. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist* 113(4): 563-585.
- Steinwascher, K. 1978. Interference and exploitation competition among tadpoles of Rana utricularia. *Ecology* 59(5): 1039-1046.
- Steinwascher, K. 1981. Competition for two resources. *Oecologia (Berl.)* 49: 415-418.
- Test, F.H. 1976. Foraging behavior of Bufo americanus tadpoles in response to high densities of micro-organisms. *Copeia* 1976 (3): 576-578.
- Thompson, D.J. 1978. Prey size selection by larvae of the damselfly, Ischnura elegans (Odonata). *Journal of Animal Ecology* 47: 769-785.
- Vollenweider, R.A. 1974. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. 2nd ed. I.B.P. Handbook no.12. Blackwell Scientific Publication Oxford. 225 p.
- Walters, B. 1975. Studies of interspecific predation within an amphibian community. *J. Herpetol.* 9: 267-279.
- Wassersug, R.J. 1972. The mechanism of ultraplanktonic entrapment in anuran larvae. *J. Morphol.* 137: 279-288.
- Wassersug, R.J. 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae. In: J.L. Vial. [Ed.]. *Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems* (p. 273-297). University of Missouri Press, Columbia, MO.
- Wassersug, R.J. and E.A. Siebert. 1975. Behavioral responses of amphibian larvae to variation in dissolved oxygen. *Copeia* 1975: 86-103.
- Wilbur, H.M. 1977. Interactions of food level and population density in

Rana sylvatica. Ecology 58: 206-209.

Wilbur, H.M., P.J. Morin & R.N. Harris. 1983. Salamander predation and the structure of experimental communities - anuran responses. Ecology 64: 1423-1429.

Wilson, C.B. 1923. Water beetles in relation to pondfish culture, with life histories of those found in fishponds at Fairport. Iowa, Bull. U. S. Bur. of Fisheries 39: 231-345.

Young, A.M. 1967. Predation in the larvae of Dytiscus marginalis L. (Coleoptera: Dytiscidae). Pan-Pacific Entomologist 43: 113-117.

Zaret, T.M. 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, CT. 187 p.

## ANNEXE A

Tableau A-1

Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade II de Dytiscus verticalis soumises à une température constante de 12°C ou de 22°C (en présence de lumière).

T° (°C)	No. dytique	Temps écoulé (hrs.)											
		8,5	13	19	25	31	37	43	48,5	56	59	62,5	67
12	1	3	3	3	4	4	5	5	5	7	7	7	7
	2	1	1	2	2	2	3	3	3	5	5	5	5
	3	1	3	4	4	5	5	6	7	8	8	9	-
	4	3	4	4	5	5	6	6	7	8	8	8	9
	5	2	2	2	2	2	2	3	4	4	5	5	5
	Moyenne	2,0	2,6	3,0	3,4	3,6	4,2	4,6	5,2	6,4	6,6	6,8	-
22	6	5	6	7	7	9	-	-	-	-	-	-	-
	7	2	3	4	4	6	7	7	8	10	-	-	-
	8	3	6	7	8	10	-	-	-	-	-	-	-
	9	4	6	6	7	9	-	-	-	-	-	-	-
	10	2	2	2	4	5	6	7	9	-	-	-	-
	Moyenne	3,2	4,6	5,2	6,0	7,8	-	-	-	-	-	-	-

Tableau A-2

Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade II de Dytiscus verticalis à l'obscurité (T°C = 12°C).

No. dytique	Temps écoulé (hrs.)											
	4	7	10	14,5	17,5	19	22	27	34	37	40	44
11	2	2	4	4	4	5	5	5	6	6	6	7
12	2	4	7	7	7	7	8	9	-	-	-	-
13	3	4	6	6	6	6	6	7	8	9	-	-
14	3	3	4	4	4	4	4	4	5	5	6	7
15	2	2	2	2	2	2	3	3	4	5	6	6
Moyenne	2,4	3,0	4,6	4,6	4,6	4,8	5,2	5,6	-	-	-	-

Tableau A-3

Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade III de Dytiscus verticalis (en présence de lumière; T°= 12°C).

No. dytique	Temps écoulé (hrs)								
	11,0	13,5	20,5	25,0	35,5	41,0	58,5	73,5	83,5
16	2	2	3	3	5	6	6	6	8
17	2	4	5	5	6	6	6	9	-
18	3	3	3	4	5	5	5	7	9
19	4	4	4	4	6	6	6	9	-
20	0	3	4	4	5	5	5	9	-
Moyenne	2,2	3,2	3,8	4,0	5,4	5,6	5,6	8,0	-

Tableau A-4

Nombres cumulatifs de têtards capturés par les larves de stade III de Dytiscus verticalis en présence de différentes densités initiales de têtards de Rana sylvatica (T° moy.=20°C; photopériode=16/8).

No. dytique	Densité initiale	Temps écoulé (hrs)								
		19	30	42	53	66	78	90	105	114
1	20	8	-	10	-	-	-	-	-	-
2	40	11	-	16	-	23	-	-	-	-
3	60	12	-	18	-	29	-	38	-	-
4	80	16	-	21	-	31	-	37	40	-
5	100	17	-	25	-	33	-	41	-	50
6	20	6	9	15	-	-	-	-	-	-
7	40	7	9	17	18	20	-	-	-	-
8	60	14	17	30	-	-	-	-	-	-
9	80	12	18	30	33	44	-	-	-	-
10	100	15	18	31	31	44	47	-	-	-
MOYENNE										
1- 6	20	7	-	12,5	-	-	-	-	-	-
2- 7	40	9	-	16,5	-	21,5	-	-	-	-
3- 8	60	13	-	24,0	-	-	-	-	-	-
4- 9	80	14	-	25,5	-	37,5	-	-	-	-
5-10	100	16	-	28,0	-	38,5	-	-	-	-



Tableau A-5

Densités moyennes calculées pour les différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins expérimentaux.

Densités (nb. $\mu$ /l) $\times 10^4$										
No.	-----Chlorophytes-----					--Chromophytes----			Autres	
bas-	Oocystacées		Scene-	Desmediacées		Dino-	Cryp-	Bacil-		
sin			desma-			phycées	tophy-	lario-		
	Oocys. incon.	Tetra.	cées	Clost.	autres		cées	phycées		
-----										
<u>intérieur</u>										
2	2,8848	4,2118	0,1442	0,5770	0,1442	0,4327	5,6254	3,7502	0,8654	1,5866
3	4,0067	7,1719	0,1336	0,5342	0,1336	0,5342	4,0067	1,6027	2,4040	3,3389
4	5,1514	6,5600	0,5151	0,5151	0,1288	0,6439	2,9621	1,4166	1,5454	2,9621
5	5,3369	6,5773	0,2884	0,5770	0,1442	0,8654	4,0387	1,8751	1,2982	2,3079
6	4,0763	0,0000	0,3136	1,2543	0,0000	0,4703	3,1357	2,3517	4,0763	2,3517
7	3,3484	3,1553	0,2576	1,0303	0,1288	0,6439	2,8333	1,6742	2,9621	2,1894
8	3,0596	0,0000	0,2185	0,4371	0,1093	0,4371	3,2782	1,5298	1,8576	0,3278
9	3,2454	2,9449	0,0000	0,7212	0,1202	0,2404	3,8464	2,4040	1,4424	0,8414
10	4,5075	6,4374	0,6010	1,2020	0,0000	0,4508	3,6060	3,4558	1,2020	2,4040
Moy.	3,9574	4,1176	0,2747	0,7609	0,1010	0,5243	3,7036	2,2289	1,4265	2,0122
%	(20,6)	(21,5)	(1,4)	(4,0)	(0,5)	(2,7)	(19,3)	(11,6)	(7,4)	(10,5)
<u>extérieur</u>										
2	4,0977	5,4418	0,1639	1,3113	0,0000	0,8195	5,5730	2,9504	1,4752	0,1639
3	5,1085	4,3873	0,3005	1,2020	0,1503	0,4508	4,2070	1,8030	1,8030	5,4091
4	5,8598	5,3038	0,1503	1,2020	0,1503	0,6010	3,6060	1,5025	1,9533	2,2538
5	5,8010	3,9318	0,1568	1,2543	0,1568	1,2543	4,2331	1,5678	1,2543	0,9407
6	5,4090	0,0000	1,0017	1,6027	0,0000	0,8013	4,0067	1,6027	5,6093	0,0000
7	4,3573	0,0000	0,3005	1,8030	0,0000	0,6010	2,5543	2,2538	3,1553	8,4140
8	4,1829	5,7263	0,4327	0,5770	0,1442	0,5770	4,4714	2,3078	1,7309	2,9647
9	3,4558	3,0501	0,1503	1,2020	0,1503	0,3005	4,9583	2,7045	2,1035	3,9065
10	4,9173	4,7861	0,3278	0,6556	0,0000	0,9835	4,0977	2,6225	2,7865	0,0000
Moy	4,7988	3,6252	0,3316	1,2011	0,0835	0,7099	4,1897	2,1461	2,4301	2,6725
%	(21,6)	(16,3)	(1,5)	(5,4)	(0,4)	(3,2)	(18,9)	(9,9)	(11,0)	(12,0)

Tableau A-6

Biovolumes moyens calculés pour les différentes cellules phytoplanctoniques observées à l'intérieur et à l'extérieur des bassins expérimentaux.

Biovolumes ( $\times 10^7 \mu\text{m}^3$ )										
No.	-----Chlorophytes-----						----Chromophytes----		Autres	
bas-	Oocystacées		Scene-	Desmediacées			Dino-	Cryp-	Bacil-	
sin	-----		desma-	-----			phycées	tophy-	lario-	
	Oocys.	incon.	Tetra.	cées	Clost.	autres		cées	phycées	
<u>intérieur</u>										
2	2,4132	1,6837	0,2554	0,0276	4,7525	2,0893	14,1515	0,7669	3,4701	0,0304
3	3,3518	2,8688	0,2366	0,0255	4,4032	2,5794	10,0794	0,3278	9,6395	0,0641
4	4,3093	2,6240	0,9123	0,0246	4,2450	3,1090	7,4516	0,2897	6,1967	0,0568
5	4,4645	2,6309	0,5108	0,0276	4,7525	4,1785	10,1599	0,3835	5,2055	0,0443
6	3,4100	0,0000	0,5554	1,0600	0,0000	2,2708	7,8883	0,4809	16,3451	0,0451
7	2,8011	1,2621	0,4563	1,0495	4,2450	3,1090	7,1276	0,3424	11,8774	0,0420
8	2,5595	0,0000	0,3870	0,0209	3,6023	2,1105	8,2468	0,3128	7,4486	0,0063
9	2,7149	1,1780	0,0000	0,0345	3,9615	1,1608	9,6761	0,4916	5,7837	0,0161
10	3,7707	2,5750	1,0645	1,0575	0,0000	2,1767	9,0714	0,7067	4,8198	0,0461
Moy.	3,3106	1,6469	0,4865	0,0364	3,3291	2,5316	9,3170	0,4558	7,8652	0,3512
%	(11,3)	(5,6)	(1,7)	(0,1)	(11,4)	(8,6)	(31,8)	(1,5)	(26,8)	(1,2)
<u>extérieur</u>										
2	3,4279	2,1767	0,2903	0,0627	0,0000	3,9569	14,0196	0,6034	5,9152	0,0031
3	4,2734	1,7549	0,5322	0,0575	4,9535	2,1767	10,5833	0,3687	7,2297	0,1038
4	4,9019	2,1215	0,2662	0,0575	4,9535	2,9019	9,0714	0,3073	7,8323	0,0432
5	4,8528	1,5727	0,2777	0,0600	5,1678	6,0563	10,6489	0,3206	5,0295	0,0180
6	4,5248	0,0000	1,7742	0,0766	0,0000	3,8690	10,0794	0,3278	22,4921	0,0000
7	3,6450	0,0000	0,5322	0,0862	0,0000	2,9019	6,4257	0,4609	12,6521	0,1614
8	3,4992	2,2905	0,7664	0,0276	4,7525	2,7860	11,2484	0,4719	6,9405	0,0569
9	2,8909	1,2200	0,2662	0,0576	4,9535	1,4510	12,4738	0,5531	8,4346	0,0749
10	4,1135	1,9144	0,5806	0,0314	0,0000	4,7488	10,3083	0,5363	11,1731	0,0000
Moy	4,0144	1,4501	0,5873	0,0575	2,7520	3,4276	10,5400	0,4389	9,7443	0,0512
%	(12,1)	(4,4)	(1,8)	(0,2)	(8,3)	(10,4)	(31,9)	(1,39)	(29,5)	(0,2)

Tableau A-7

Distribution des nombres de têtards de Rana sylvatica par classe de tailles dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux.  
(s.B.= sans Bufo; a.B.= avec Bufo).

Provenance des		Nb. de têtards										total
spécimens		classes de tailles										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
étang	début	0	1	16	6	3	1	0	0	0	0	27
	fin	0	3	12	18	12	7	5	2	0	1	60
bassins témoins	#8 (s.B.)	0	5	13	19	11	5	5	1	0	0	59
	#3 (a.B.)	0	13	22	10	9	1	1	1	0	0	57
bassins expéri- mentaux	#1	0	10	12	12	4	0	0	0	0	0	38
	#2	0	4	6	11	4	3	0	0	0	0	28
	#4	0	7	9	9	4	3	3	2	0	1	38
	#5	0	12	3	6	3	0	0	0	0	0	24
	#6	0	1	9	5	10	3	2	2	0	0	32
	#7	0	6	6	3	2	2	2	2	0	0	23
	#9	2	5	4	5	2	2	0	0	1	0	21
	#10	1	4	10	4	1	9	6	4	1	0	40
total		3	49	59	55	30	22	13	10	2	1	244

Tableau A-8

Distribution des nombres de têtards de Rana sylvatica par stade de développement dans l'étang et dans les bassins témoins et expérimentaux.  
(s.B.= sans Bufo; a.B.= avec Bufo)

Provenance des		Nb. de têtards															Total
spécimens		stades de développement															
		25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	
étang	avant	0	0	5	11	5	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	27
	après	0	6	15	18	5	4	4	4	3	0	0	1	0	0	0	60
bassins témoins	#8 (s.B.)	0	1	21	18	2	3	6	8	0	0	0	0	0	0	0	59
	#3 (a.B.)	1	11	21	8	5	1	4	3	1	2	0	0	0	0	0	57
bassins expérimentaux	#1	1	2	17	10	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	38
	#2	1	2	8	6	3	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	28
	#4	2	4	10	9	4	0	3	1	0	0	0	3	2	0	0	38
	#5	0	2	9	6	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	25
	#6	1	3	8	4	5	3	3	4	1	0	0	0	0	0	0	32
	#7	1	2	6	5	1	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	21
	#9	2	1	9	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	21
	#10	1	3	14	4	4	3	6	3	0	0	0	1	0	0	1	40
Total		9	19	81	46	23	17	26	13	2	0	0	4	2	0	1	243

Tableau A-9

Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus par classe de tailles dans l'étang, dans le bassin témoin et dans les bassins expérimentaux.

Provenance des		Nb. de têtards classes de tailles				total
spécimens		1	2	3	4	
étang	début	2	19	5	0	26
	fin	16	44	18	2	80
bassin témoin	#3	0	26	12	0	38
bassins expéri- mentaux	#1	2	19	5	0	26
	#2	8	20	5	0	33
	#4	1	33	11	2	47
	#5	2	24	21	7	54
	#6	1	22	11	0	34
	#7	3	15	8	1	27
	#9	1	20	7	3	31
	#10	13	43	17	1	74
	total	31	196	85	14	326

Tableau A-10

Distribution des nombres de têtards de Bufo americanus par stade de développement dans l'étang, dans le bassin témoin et dans les bassins expérimentaux.

Provenance des		Nb. de têtards stades de développement															Total
spécimens		25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38		
étang	début	0	0	3	2	5	3	12	13	8	5	1	2	0	1	55	
	fin	0	0	0	0	2	12	21	20	7	7	3	5	2	1	80	
bassin témoin	#3	0	0	0	0	0	0	4	10	10	3	3	6	2	0	38	
bassins expéri- mentaux	#1	0	0	0	0	1	1	2	3	10	4	1	3	1	0	26	
	#2	0	0	2	3	6	0	4	6	6	2	0	2	2	0	33	
	#4	0	0	0	0	3	3	13	12	6	5	1	2	2	0	47	
	#5	0	0	0	0	2	0	11	11	7	5	7	8	3	0	54	
	#6	0	0	0	0	0	2	9	10	4	6	0	2	1	0	34	
	#7	0	0	0	2	2	1	0	9	8	1	2	1	1	0	27	
	#9	0	0	0	1	0	3	4	7	8	2	2	1	0	3	31	
	#10	0	0	2	2	5	11	13	21	8	5	4	3	0	0	74	
total		0	0	4	8	19	21	56	79	57	30	17	22	10	3	326	